

“Efecto de la dominancia de las especies exóticas invasoras sobre la sucesión de bosques secundarios de las yungas argentinas”

*Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires,
Área Recursos Naturales*

Sandra Viviana Zamora Rivera

Ingeniera Forestal – Universidad Distrital Francisco José de Caldas - 2002



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Héctor Ricardo Grau

Ingeniero Agrónomo

Doctor of Philosophy (PhD). University of Colorado Boulder

Consejero de Estudios

José Enrique Chaneton

Licenciado en Ciencias Biológicas (CAECE)

Magister Scientiae Programa Recursos Naturales (UBA)

Doctor of Philosophy (PhD). University of London, Reino Unido

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Héctor Ricardo Grau

Ingeniero Agrónomo

Doctor of Philosophy (PhD). University of Colorado Boulder

JURADO

Fernando Biganzoli

Licenciado en Biología (UNLP)

Doctor de la Universidad de Buenos Aires, área Ciencias Agropecuarias (UBA)

JURADO

Ignacio Martín Barberis

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Rosario)

Magister Scientiae en Recursos Naturales (EPG-UBA)

Ph.D. Universidad de Cambridge, Reino Unido

JURADO

Martín Andrés Nuñez

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Comahue)

Ph.D. Ecology and Evolutionary Biology (University of Tennessee)

30 de Noviembre de 2016

*A Erasmo, mi esposo, compañero, confidente y amigo,
quien ha estado desde el inicio hasta la culminación
de este proceso, animándome siempre a continuar la marcha
y dándome los mejores consejos para hacerlo;
con quien compartí la
maravillosa experiencia de vivir la Argentina.*

*A mis padres, Maritza y Fabio, por regalarme el
tesoro de la educación y apoyarme en todas las
etapas de mi formación académica y personal.*

*A mis hermanos, Gina y Camilo, por apoyarme
con entusiasmo en todas y cada una de las decisiones
que he tomado en mi vida.*

*Y a todos aquellos familiares y amigos que siempre
estuvieron atentos, antes y durante todo este proceso*

Agradecimientos

Especialmente a Ricardo Grau “Chilo” por el apoyo permanente brindado en tan larga odisea, desde brindarme la posibilidad de obtener los datos de las parcelas permanentes establecidas por el Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas –LIEY–, pasando por despejarme innumerables inquietudes, hasta culminar hoy día este proceso.

A Agustina Malizia por su apoyo y consejo durante y después del trabajo de campo y en el proceso de análisis. A todo el equipo del LIEY que me colaboró en los distintos momentos.

A Alejandro Piggot “Papo” y Diego Delgado por su apoyo y dedicación durante el establecimiento de parcelas de la cronosecuencia

A Enrique Chaneton por sus valiosos aportes, consejos y observaciones para la mejora de los análisis.

A la EPG por la comprensión y facilidades otorgadas para lograr culminar este proceso académico.

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Ing. Forestal Sandra Viviana Zamora Rivera

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE CUADROS	VIII
ÍNDICE DE FIGURAS	X
RESUMEN	XI
ABSTRACT	XII
 CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	 13
1.1. Objetivos	16
1.2. Hipótesis	17
1.3. Área de estudio	18
1.3.1. Selva subtropical de montaña o Yungas	18
1.3.2. La diversidad en las Yungas argentinas	20
1.3.3. Sierra de San Javier	21
 CAPÍTULO 2. MARCO TEÓRICO	 23
2.1. Los bosques secundarios en el contexto mundial y regional	23
2.1.1. Patrones temporales en la sucesión secundaria	24
2.2. Tendencias sucesionales y enfoques metodológicos	25
2.3. Invasión de especies exóticas e implicaciones en la sucesión y diversidad	27
 CAPÍTULO 3. MATERIALES Y MÉTODOS	 29
3.1. Parcelas permanentes de muestreo y cronosecuencia de ligustro	29
3.1.1. Estimación de la edad de las parcelas de muestreo	31
3.2. Descripción general de las especies exóticas invasoras de interés	32
3.2.1. <i>Ligustrum lucidum</i> W.T. Aiton	32
3.2.2. <i>Morus alba</i> L.	33
3.3. Evaluación de la dominancia de especies exóticas invasoras y su efecto en la diversidad	35
3.3.1. Estructura horizontal	35
3.3.2. Riqueza y diversidad de especies	37
3.3.3. Relación entre las variables de dominancia de las dos especies exóticas invasoras y diversidad	41
3.3.4. Cambios en la composición y estructura de los bosques por efecto de la dominancia de las especies exóticas invasoras	41
3.4. Evaluación de trayectorias sucesionales en bosques dominados por especies nativas y especies exóticas invasoras	42
3.4.1. Parámetros estructurales	42
3.4.2. Ordenamiento multidimensional no métrico (NMDS)	44
3.5. Comparación de tasas de cambio en la similitud de los bosques secundarios con el bosque maduro	44
3.5.1. Índices de similitud	45
3.5.2. Tasas anuales de cambio en índices de similitud	46
3.5.3. Comparación de tasas de cambio	46
3.6. Evaluación del efecto del área basal de las especies exóticas invasoras sobre las tasas de cambio sucesionales	47
3.6.1. Índices de similitud a nivel de subparcela	47
3.6.2. Correlación entre índice de similitud y área basal de especies exóticas	48

CAPÍTULO 4. RESULTADOS	49
4.1. Patrones estructurales y efecto de la dominancia de las exóticas invasoras en la diversidad	49
4.1.1. Composición florística y patrones estructurales	49
4.1.2. Estructural horizontal	50
4.1.3. Riqueza y diversidad de especies	57
4.1.4. Relación entre las variables de dominancia de las dos especies exóticas invasoras y diversidad	66
4.1.5. Cambios en la composición y estructura de los bosques por efecto de la dominancia de las especies exóticas invasoras	68
4.2. Trayectorias sucesionales en bosques dominados por especies nativas y especies exóticas invasoras	69
4.2.1. Relación entre parámetros estructurales y tiempo de recuperación	69
4.2.2. Ordenamiento multidimensional no métrico (NMDS)-trayectorias sucesionales	73
4.3. Velocidad de la convergencia: comparación de tasas de cambio en la similitud de los bosques secundarios con el bosque maduro y efecto del área basal de las exóticas sobre dichas tasas	75
4.3.1. Índices de similitud	76
4.3.2. Tasas de cambio en índices de similitud	77
4.3.3. Comparación de tasas de cambio entre parcelas de edades similares	79
4.3.4. Efecto del área basal de las especies exóticas invasoras sobre las tasas de cambio sucesionales	81
CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN	85
5.1. Patrones estructurales y efecto de la dominancia de las exóticas invasoras en la diversidad	85
5.2. Patrones florísticos y trayectorias sucesionales en bosques dominados por nativas y especies exóticas invasoras	88
5.2.1. Abundancia, área basal y biomasa aérea	88
5.2.2. Trayectorias sucesionales	90
5.3. Efecto de las especies exóticas invasoras sobre tasas de cambio en la similitud con el bosque maduro	91
5.3.1. Índices de similitud y tasas de cambio	91
5.3.2. Área basal de las especies exóticas invasoras y tasas de cambio sucesionales	92
CAPÍTULO 6. CONCLUSIONES GENERALES	94
RECOMENDACIONES	96
BIBLIOGRAFÍA CITADA	97
ANEXOS	

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Información básica de parcelas permanentes de monitoreo – Sierra de San Javier	29
Cuadro 2. Resultados de niveles de estrés y <i>p-valor</i> en el ordenamiento no métrico	44
Cuadro 3. Edades asignadas a las parcelas para la comparación de tasas de cambio en índices de similitud con el bosque maduro	46
Cuadro 4. Número de familias, géneros, especies e individuos registrados en las parcelas permanentes de bosque secundario	49
Cuadro 5. Número de familias, géneros, especies e individuos registrados en las parcelas de la cronosecuencia de ligustros	50
Cuadro 6. Área basal (m ²) por parcela y por hectárea en parcelas permanentes	52
Cuadro 7. Área basal (m ²) por parcela y por hectárea en parcelas de la cronosecuencia	55
Cuadro 8. Número de especies observadas y esperadas en las parcelas permanentes de bosque secundario	57
Cuadro 9. Número de especies observadas y esperadas en las parcelas de la cronosecuencia	57
Cuadro 10. Comparación de riqueza de especies entre parcelas permanentes y cronosecuencia, con tiempos de recuperación similares	59
Cuadro 11. Índice de diversidad Shannon en subparcelas permanentes	59
Cuadro 12. Índice de diversidad Shannon en subparcelas de la cronosecuencia	60
Cuadro 13. Resultados prueba Kruskal-Wallis para comparación de índices de diversidad	60
Cuadro 14. Resultados de la prueba Dunn's en subparcelas permanentes de bosque secundario y cronosecuencia de ligustros	60
Cuadro 15. Resultados de la prueba Dunn's en subparcelas de la cronosecuencia de ligustros	61
Cuadro 16. Índice de diversidad Shannon en parcelas permanentes	62
Cuadro 17. Índice de diversidad Shannon en parcelas de la cronosecuencia	62
Cuadro 18. Resultados de diferencias en índice de diversidad entre parcelas permanentes de bosque secundario y cronosecuencia de ligustros	63
Cuadro 19. Resultados de diferencias en índice de diversidad entre parcelas de la	63
Cuadro 20. Índice de Sørensen cuantitativo	64
Cuadro 21. Área ocupada por cada parcela y estimación de diversidad beta basada en riqueza de especies	66
Cuadro 22. Resultado del análisis de correlación entre dominancia de <i>L. lucidum</i> y diversidad a nivel de subparcela permanente de bosque secundario	66
Cuadro 23. Resultado del análisis de correlación entre dominancia de <i>M. alba</i> y diversidad a nivel de subparcela permanente de bosque secundario	66
Cuadro 24. Resultado del análisis de correlación entre dominancia de <i>L. lucidum</i> y diversidad a nivel de subparcela de la cronosecuencia de ligustro	67
Cuadro 25. Resultado del análisis de correlación entre dominancia de <i>M. alba</i> y diversidad a nivel de subparcela de la cronosecuencia de ligustro	67
Cuadro 26. Valores totales estimados por parcela permanente de variables abundancia (ind/ha), área basal (m ² /ha), biomasa aérea (ton/ha)	76
Cuadro 27. Valores totales estimados por parcela de ligustros de variables abundancia (ind/ha), área basal (m ² /ha), biomasa aérea (ton/ha)	76

Cuadro 28. Índices de similitud en las variables abundancia (ind/ha), área basal (m ² /ha), biomasa aérea (ton/ha) de las parcelas permanentes de bosque secundario y cronosecuencia de ligustro, respecto al bosque maduro	76
Cuadro 29. Tasas de cambio anual en los índices de similitud de las variables abundancia (ind/ha), área basal (m ² /ha), biomasa aérea (ton/ha) de las parcelas permanentes de bosque secundario y cronosecuencia de ligustro, respecto al bosque maduro	77
Cuadro 30. Comparación de los índices de similitud entre parcelas con edades similares de los bosques secundarios y la cronosecuencia de ligustros	79
Cuadro 31. Resultados análisis de regresión por cuantiles parcela Cedro+Nogal	82
Cuadro 32. Resultados análisis de regresión por cuantiles parcela Ligustro	84

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Sectores de Yungas en el noroeste de Argentina	19
Figura 2. Área de estudio y ubicación de parcelas permanentes y cronosecuencia de ligustro ...	30
Figura 3. Número de individuos (abundancia) por hectárea de especies nativas y exóticas invasoras, en las parcelas permanentes de bosque secundario	51
Figura 4. Área basal (m ²) por hectárea de especies nativas y exóticas invasoras, en las parcelas permanentes de bosque secundario	52
Figura 5. Índice de Valor de Importancia de las principales especies nativas y de las exóticas invasoras	53
Figura 6. Número de individuos (abundancia) por hectárea de especies nativas y exóticas invasoras, en las parcelas de la cronosecuencia de ligustro	54
Figura 7. Área basal (m ²) por hectárea de especies nativas y exóticas invasoras, en las parcelas de la cronosecuencia	56
Figura 8. Índice de Valor de Importancia de las principales especies nativas y de las exóticas invasoras <i>L. lucidum</i> y <i>M. alba</i> , en las parcelas de la cronosecuencia.....	56
Figura 9. Curvas de acumulación de especies en 1991 (A) y 2011 (B), en parcelas permanentes de bosque secundario	58
Figura 10. Dendrograma obtenido en análisis cluster de parcelas permanentes y cronosecuencia de ligustro	65
Figura 11. Correlación entre dominancia de <i>L. lucidum</i> - <i>M. alba</i> y diversidad estimada por subparcela permanente y cronosecuencia	67
Figura 12. Correlación entre dominancia de <i>L. lucidum</i> - <i>M. alba</i> y diversidad estimada por parcela permanente y cronosecuencia.....	68
Figura 13. Relación entre abundancia y tiempo de recuperación de las parcelas permanentes de bosque secundario y la cronosecuencia	70
Figura 14. Relación entre área basal y tiempo de recuperación de las parcelas permanentes de bosque secundario y la cronosecuencia	71
Figura 15. Relación entre biomasa aérea y tiempo de recuperación de las parcelas permanentes de bosque secundario y la cronosecuencia.....	72
Figura 16. Tendencias en la relación abundancia / biomasa aérea en las parcelas permanentes de bosque secundario y la cronosecuencia de ligustros	73
Figura 17. Trayectorias sucesionales en el ordenamiento NMDS considerando IVI (A), área basal (B) y biomasa aérea (C) de todas las especies en parcelas permanentes y cronosecuencia	75
Figura 18. Tasas de cambio anual de los índices de similitud entre periodos considerando abundancia (A), área basal (B) y biomasa aérea (C).....	78
Figura 19. Relación de tasas de cambio en similitud con el bosque maduro y áreas basales de <i>L. lucidum</i> y <i>M. alba</i> – parcela Cedro+Nogal 50	82
Figura 20. Relación de valores promedio de índices de similitud con el bosque maduro y áreas basales de <i>L. lucidum</i> y <i>M. alba</i> – parcela Ligustro 15	84

RESUMEN

La introducción de especies invasoras exóticas en los ecosistemas es uno de los cinco principales motores de pérdida de diversidad biológica. Algunos efectos incluyen la alteración de procesos ecológicos y los ciclos vitales de las especies nativas con las que coexisten. La invasión por exóticas es común en áreas de “transición forestal”, donde el abandono de tierras agrícolas permite la expansión de bosques secundarios, como en las selvas de Yungas del noroeste argentino, particularmente en la Sierra de San Javier (Tucumán).

Esta tesis evaluó el efecto de *Ligustrum lucidum* y *Morus alba* -las exóticas más abundantes en bosques secundarios post-agrícolas en la Sierra- en la diversidad local y en las tasas de cambio sucesional. Se analizó la abundancia, área basal y biomasa aérea en cuatro parcelas permanentes de bosque secundario y dos de bosque maduro monitoreadas entre 1991 y 2011, y cuatro parcelas de una cronosecuencia dominada por ligustro, instaladas en 2009.

A partir de esto se i) analizó la correlación entre dominancia de las exóticas y diversidad, ii) aplicó la técnica de NMDS para identificar trayectorias sucesionales, y iii) estimaron índices de similitud (Sørensen) con el bosque maduro y tasas sucesionales de convergencia. Se observó que i) Hay una clara asociación negativa entre la abundancia de *L.lucidum* y la diversidad de especies ($>-0,512$; $p<0,05$), mientras que la abundancia de *M. alba* no se asocia con la riqueza local de especies; ii) existe un patrón de convergencia composicional hacia el bosque maduro, y iii) la dominancia de ligustro influye negativamente en la tasa de recuperación de la composición del bosque maduro.

El estudio pone en evidencia que la incidencia de exóticas invasoras sobre la dinámica sucesional de los bosques de las Yungas, depende fuertemente de las características individuales de cada especie. Las características de *L. lucidum*, incluyendo sus altas tasas de crecimiento, follaje perennifolio y capacidad de rebrotar en la sombra, le confieren un potencial de producir alteraciones significativas en la estructura y funcionamiento de los bosques. En contraste *M. alba*, intolerante a la sombra, no regenera en bosques establecidos y está disminuyendo su abundancia conforme avanza la sucesión; por lo que sus efectos a largo plazo son mucho menores.

Palabras clave: Invasión de especies exóticas, *Ligustrum lucidum*, *Morus alba*, NMDS, transición forestal, trayectoria sucesional.

ABSTRACT

The introduction of invasive plant species into ecosystems is one of five main drivers of biodiversity loss. Some effects of such invasion, is the alteration of ecological processes and the vital cycles of native plant species. The invasion of exotic plant species is frequent in areas of 'forest transition' where abandoned agricultural fields allows the expansion of secondary forests; as it occurs in the forests of Yungas northwest Argentina, particularly, in La Sierra San Javier (Tucuman).

This study evaluates the effect of the *Ligustrum lucidum* and *Morus alba* –the most abundant exotic plant species in post-agricultural secondary forests in La Sierra-, upon its local diversity and successional shifting rate. Abundance, basal area and aboveground biomass were analyzed in four permanent plots of secondary forest, and two plots of 'old growth' forest monitored between 1991 and 2011; as well as four plots of chronosequence dominated by privets planted in 2009.

From this, the following was carried out: i) analysis of the correlation between dominance of exotic plant species and diversity; ii) identification of the successional trajectory using the NMDS technique; and iii) an estimate of similarity rates (Sørensen) between the old-growth forests and the convergence rates. It was observed that: i) There is a clear negative association between *L. lucidum* abundance and diversity of species ($>0,512$; $p<0,05$) while *M. alba* abundance is not associated with the local species richness, ii) There is a pattern of compositional convergence towards the old-growth forest. iii) The *L. lucidum* dominance negatively influences the recovery rate of the composition of mature forest.

The study shows that the incidence of invasive alien on the successional dynamics of the forests of the Yungas, strongly depends on the individual characteristics of each species. *L. lucidum* characteristics, including its high growth rates, evergreen foliage and ability to sprout in the shade, giving it a potential to produce significant changes in the structure and functioning of forests. In contrast *M. alba*, intolerant of shade, does not regenerate in established forests and abundance is decreasing as the succession progresses; so their long-term effects are much lower.

Key words: Forest transition, invasion of exotic plant species, *Ligustrum lucidum*, *Morus alba*, NMDS, successional trajectory.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Luego de la destrucción de hábitats, la introducción de especies invasoras en los ecosistemas, es uno de los cinco motores de pérdida de diversidad biológica global (Glowka *et al.*, 1996 citado por Rodríguez, 2001; Dirzo & Raven, 2003; MEA, 2005; McNeely *et al.*, 2001 citado por Baptiste *et al.*, 2010), lo cual por supuesto ha demandado la atención de numerosos científicos e investigadores.

En el contexto actual, además del cambio climático, las especies invasoras se constituyen en una amenaza significativa para el medio ambiente alrededor del mundo (Baptiste *et al.*, 2010), y aunque el efecto de estas últimas no resulte en extinciones inmediatas, su interrelación con otros procesos podrían eventualmente acelerarlas (Vitousek *et al.*, 1997; Yurkonis *et al.*, 2005; Vilá *et al.*, 2008).

En este sentido, las invasiones biológicas poseen un efecto sinérgico con otros componentes del cambio global. Por ejemplo pueden verse facilitadas por aumentos de temperatura y variación en la distribución de precipitaciones a nivel mundial, asociados al cambio climático, dado que numerosas especies verían modificado su hábitat, aumentando o disminuyendo su rango de distribución de acuerdo a su fenología y fisiología (Lorente *et al.*, 2004). El aumento de las perturbaciones de origen humano (incendios, movimientos de tierras, alteraciones hidrológicas, etc.) inciden también en el proceso de invasiones biológicas, pues finalmente benefician el establecimiento de especies oportunistas y de rápido crecimiento, como suelen ser muchas de las exóticas invasoras (Vilá *et al.*, 2008).

Algunos de los efectos de las exóticas invasoras incluyen la alteración de procesos ecológicos y los ciclos vitales de las especies nativas con las que coexisten (Vilá *et al.*, 2008) debido a la modificación de la dinámica hídrica, alteración de reservas y flujos de energía y nutrientes, de los regímenes de fuego, entre otros (Balaguer, 2004; Baptiste *et al.*, 2010). Otros impactos pueden ser de tipo económico, por ejemplo, por dispersión de plagas que reducen la producción agrícola, daños en infraestructuras, incremento de los costes de laboreo, encarecimiento de los programas de restauración y conservación de ecosistemas, entre otros, pero también impactos culturales asociados con la especie invasora, que genera transformación del paisaje local y puede llegar a suplantarse a las nativas como emblema o elementos de la identidad regional (Balaguer, 2004), además de disminuir su disponibilidad como fuente de bienes y servicios ambientales tradicionales.

Según Clemente (2006) el problema de las invasiones biológicas en el siglo XXI se ha multiplicado a la par que los medios de comunicación, comercio y transporte convirtiéndose en un problema de difícil solución, cuyos impactos no sólo quedan restringidos al medio ambiente sino que también pueden repercutir en la economía, la sociedad y la salud humana (Andreu & Vilá, 2008). No obstante, el grado de invasión por especies vegetales varía entre continentes. Es más alto en los continentes más recientemente descubiertos (América del Norte, América del Sur y Australia) que en el Viejo Mundo, patrón que se mantiene cuando se tiene en cuenta la mayor diversidad de hábitats existentes en este último (Pino *et al.*, 2008).

Así mismo dentro de un determinado continente se observa un porcentaje máximo de invasoras en las latitudes medias, decreciendo hacia los polos y el Ecuador. De este modo, los biomas más invadidos son los templados, seguidos de los boreales, alpinos y mediterráneos, mientras que los subtropicales (sabanas y desiertos) y tropicales (selvas) son los que muestran menor grado de invasión (Vitousek *et al.*, 1997; Pino *et al.*, 2008).

No obstante en relación a estos últimos, en algunas regiones se ha dado un proceso de *transición forestal*⁽¹⁾-que en cierta medida ha favorecido la invasión de especies exóticas- que consiste en la expansión de bosques sobre tierras agrícolas y pasturas abandonadas, a causa principalmente de migración de población rural al medio urbano (Grau *et al.*, 2007a), concentración e intensificación de la agricultura moderna tecnificada en suelos más productivos (Grau & Aide, 2008), reducción de la importancia económica relativa de la producción agrícola en comparación con los sectores industriales y de servicios, aumento de oportunidades de trabajo en áreas urbanas e internacionalización del mercado de trabajo (Preston, 1996 citado por Izquierdo *et al.*, 2008), abandono de la agricultura y la ganadería en tierras marginales (Grau *et al.*, 2007b; Grau & Aide, 2008; Gutiérrez & Grau, 2014) y la mayor demanda social de políticas de conservación y de creación de áreas protegidas. Estos factores han operado de manera sinérgica, conduciendo a un aumento de la cobertura de bosque secundario en zonas antes destinadas a actividades agrícolas y/o pecuarias.

Esta dinámica transformadora además de ciertos cambios socioeconómicos, ha sido también documentada en distintos sitios del noroeste argentino entre ellos la selva de Yungas en la provincia de Tucumán, y particularmente en la Sierra de San Javier (Grau *et al.*, 2007b; Grau *et al.*, 2008a, Gutiérrez & Grau, 2014) la cual se constituye en el área del presente estudio.

Desde una perspectiva de la conservación, esta situación de reconversión de usos productivos y/o extractivos hacia coberturas de bosque, sería una tendencia bastante favorable al permitir la recuperación de la integridad ecológica de los ecosistemas.

Sin embargo, particularmente en zonas periurbanas como el área de estudio de esta tesis, se ha registrado que este aumento del bosque secundario está directamente relacionado con la expansión y la dominancia de especies exóticas invasoras que se desarrollan tanto en las áreas que anteriormente se encontraban sin cobertura boscosa, como en algunos sectores del bosque nativo, lo cual estaría afectando su dinámica sucesional y diversidad de manera considerable (Grau & Aragón, 2000; Lichstein *et al.*, 2004; Easdale *et al.*, 2007; Grau *et al.*, 2008a; Ayup *et al.*, 2014).

A partir de esto, en este estudio se hace especial énfasis en la dinámica de invasión de *Ligustrum lucidum* y *Morus alba* en bosques secundarios de un sector de los

¹ La *transición forestal* ha sido bien documentada desde hace más de un siglo, en regiones desarrolladas como Europa y Norteamérica (Grau *et al.*, 2007a) así como también en algunos países de América tropical y subtropical más recientemente: Puerto Rico (Grau *et al.*, 2003; Parés-Ramos *et al.*, 2008), República Dominicana (Grau *et al.*, 2007a), Costa Rica y El Salvador (Hecht *et al.*, 2006 citado por Grau *et al.*, 2007a), Ecuador (Rudel *et al.*, 2002), Brasil, Bolivia, Perú y México (Geist & Lambin, 2002; Grau *et al.*, 2007a), entre otros.

Sin embargo, desafortunadamente en América Latina y el Caribe, esta transición ha ocurrido de manera simultánea con procesos de degradación / deforestación en otros ambientes naturales como la Amazonia y el Chaco, ya que en muchos países de la región continúan prevaleciendo las altas tasas de deforestación y/o conversión de bosques a otros usos del suelo –principalmente agricultura y urbanización– (FAO, 2011).

bosques subtropicales de montaña o Yungas argentinas⁽²⁾, ya que son las especies arbóreas exóticas invasoras más abundantes y frecuentes en los bosques secundarios post-agrícolas y se han extendido principalmente en el pedemonte y la selva montana del este de la Sierra de San Javier, donde históricamente ha habido mayor intervención antrópica (Grau & Aragón, 2000).

Los bosques dominados por *L. lucidum* se han extendido hacia la parte sur de la Sierra en más de 500 hectáreas en las últimas décadas (Grau *et al.*, 2008a), constituyéndose además en la especie exótica más abundante en los bosques secundarios del noroeste argentino (Aragón & Groom, 2003). Se ha determinado que es capaz de germinar y sobrevivir en un amplio rango de condiciones y formar un dosel cerrado de altura, dificultando la regeneración de otras especies (Grau & Aragón, 2000), así como también capaz de rebrotar y autoreemplazarse fácilmente (Lichstein *et al.*, 2004). En cambio, *M. alba* logra establecerse solamente en sitios con alta luminosidad y no toleraría la sombra de un bosque maduro (Grau & Aragón, 2000).

En términos generales, los efectos de las especies exóticas invasoras sobre las sucesiones secundarias han sido analizados tanto en términos de sus implicaciones en la diversidad y estructura de las comunidades (Vitousek *et al.*, 1997; Levine, 2000; Meiners *et al.*, 2002; Strayer *et al.*, 2006), como su impacto sobre la composición de las etapas pioneras y, por lo tanto, sobre la dirección futura de la sucesión (Meiners *et al.*, 2002; Yurkonis *et al.*, 2005; Tognetti *et al.*, 2010), y la afectación del ritmo o la tasa a la que ocurre la recuperación de los bosques secundarios (Pickett *et al.*, 1987; Brown & Lugo, 1990; Finegan, 1996; Peña-Claros, 2003).

También se han documentado otros factores que contribuyen a la probabilidad de invasión como son la disponibilidad de recursos (Sher & Hyatt, 1999; Davis *et al.*, 2000), ausencia de enemigos naturales (Mack *et al.*, 2000), ambiente físico (Shea & Chesson, 2002; Peterson, 2003), tasa de arribo de propágulos, la diversidad del pool regional de especies exóticas y el régimen de disturbios (Omacini *et al.*, 2005).

Dado lo anterior, en la actualidad resulta ser la invasión de especies exóticas en las diferentes comunidades terrestres una de las mayores preocupaciones por parte de ecólogos y administradores de recursos naturales, ya que cada vez más adquieren mayor importancia en la flora regional, dado el movimiento de especies en todo el mundo y las altas tasas de disturbio (Robinson, 1994 citado por Meiners *et al.*, 2002). Sin embargo, a pesar de que se ha enfatizado la necesidad de conocer el problema de las especies de plantas exóticas invasoras, existen pocos estudios que evalúen las invasiones en el largo plazo (Meiners *et al.*, 2002; Strayer *et al.*, 2006).

² Las selvas de montaña representan uno de los ecosistemas de mayor relevancia para la conservación a nivel mundial, especialmente por su papel en la regulación hídrica de importantes cuencas, su elevada biodiversidad y número de endemismos y, control de la erosión, entre otros servicios. En la Argentina, están representadas por la provincia fitogeográfica de las "Yungas" (Cabrera, 1971) o Selva subtropical de montaña, también denominada Selva tucumano-boliviana considerada como el extremo meridional de los bosques montanos neotropicales (Brown *et al.*, 2002). Los dos núcleos selváticos de la Argentina, la Selva Paranaense y el bosque de Yungas, separados entre sí por la gran planicie de bosques xerófilos chaqueños, representan en conjunto menos del 2% de la Argentina continental, pero acumulan más del 50% de la biodiversidad del país (Brown *et al.*, 1993 citado por Brown *et al.*, 2002). A pesar de que las Yungas son un ecosistema estratégico para la conservación de importantes bienes y servicios ambientales, y aun cuando han estado habitadas por el hombre desde épocas muy tempranas, en los últimos tiempos han sufrido un proceso acelerado de modificación y transformación² (Brown, 1995; Brown & Malizia, 2004).

Una forma de hacerlo sería a través de estudios sucesionales que permitan comprender los factores que se asocian con cambios en la estructura, ensamble y dinámica de las comunidades (Meiners *et al.*, 2002), así como el rol que juegan las especies exóticas, ya que al disponer de un conjunto diverso donde convergen especies exóticas y nativas, se cuenta con un poderoso contexto de investigación para entender el papel de las primeras, sobre todo de aquellas dominantes, dentro de la dinámica de las comunidades (Meiners *et al.*, 2002; Strayer *et al.*, 2006; Tognetti *et al.*, 2010).

Esta posibilidad de comparación, permite aportar información acerca de las ventajas que tienen o no las especies exóticas sobre las nativas en ciertas condiciones. Hasta el momento no ha sido posible establecer de manera concluyente y generalizada que exista una superioridad de las exóticas frente a las nativas en todos los casos, pues su mejor desarrollo depende de la consideración de diversos factores como disponibilidad de recursos, régimen de disturbios, condiciones de crecimiento, entre otros (Daehler, 2003).

Así mismo en estudios como los revisados por Shea & Chesson (2002), la escala de análisis tienen implicaciones en los resultados de la relación entre diversidad de especies nativas y el éxito de invasión de especies exóticas, dado fundamentalmente por la influencia de factores extrínsecos como clima, fertilidad de los suelos, presión de propágulos, entre otros (Naeem *et al.*, 2000).

En el caso particular de la Sierra de San Javier, y la problemática identificada en relación con el avance de las exóticas invasoras sobre el bosque de Yungas, se definieron dos escalas de análisis de la relación entre diversidad y éxito de la invasión (subparcela y parcela) e interesaron en este estudio dos aspectos básicos: **1)** Evaluar la importancia cuantitativa de especies exóticas invasoras predominantes, *L. lucidum* y *M. alba* en la composición y diversidad de los bosques de Yungas en diferentes escalas espaciales, y **2)** Estimar el efecto de estas invasiones sobre las tasas de cambio y tendencias sucesionales considerando variables estructurales y de composición florística de los bosques secundarios.

Con este estudio se avanzó en la evaluación sistemática del proceso de invasión de la especie exótica más ampliamente distribuida en la región, *L. lucidum*, en nuevas parcelas instaladas donde domina esta especie, ya que si bien se viene evaluando desde hace dos décadas el proceso sucesional mediante el estudio de patrones florísticos y estructurales en una serie de parcelas permanentes de bosque secundario en la Sierra de San Javier, y en términos generales se ha identificado el grado de invasión que ha alcanzado la especie en los últimos tiempos (Lichstein *et al.*, 2004), el papel de las especies exóticas en estos procesos, particularmente *L. lucidum*, no ha sido caracterizado en términos cuantitativos y se desconoce el efecto que tendría esta invasora sobre la trayectoria sucesional de los bosques secundarios.

1.1. Objetivos

El objetivo general de este estudio fue explorar el efecto de la dominancia de dos especies exóticas abundantes de las Yungas argentinas (*Ligustrum lucidum* y *Morus alba*) sobre la estructura, composición florística y dinámica de bosques secundarios post-agrícolas de la Sierra de San Javier, provincia de Tucumán.

De este objetivo general se derivan los siguientes **objetivos específicos**:

- 1) Describir la diversidad, composición florística, biomasa y estructura de bosques secundarios, en parcelas permanentes de muestreo y cronosecuencias de sucesión secundaria, determinando la asociación de los patrones observados y la dominancia de *L. lucidum* y *M. alba* a diferentes escalas espaciales de análisis: “subparcelas” de 400 m² y “parcelas” de entre 3.600 m² y 10.000 m².
- 2) Evaluar a escala de parcela o rodal, las trayectorias sucesionales en bosques secundarios dominados por especies nativas y por dos especies exóticas invasoras, *M. alba* y *L. lucidum*.
- 3) Comparar las tasas de cambio en la similitud estructural con bosques maduros, de bosques secundarios dominados por especies nativas y por las especies exóticas de referencia.
- 4) Evaluar a escala local el efecto del área basal de dos especies exóticas invasoras, *M. alba* y *L. lucidum*, sobre las tasas sucesionales, entendidas estas como la rapidez de cambio en la composición florística.

1.2. Hipótesis

En relación a los objetivos específicos se plantearon las siguientes hipótesis.

Hipótesis 1. La diversidad local (alfa) del bosque secundario se asociaría negativamente con el grado de dominancia de especies exóticas invasoras a escala de parcela y subparcela.

Hipótesis 2. Los distintos bosques secundarios experimentan cambios en composición a lo largo de las trayectorias sucesionales y tenderían a una convergencia composicional con el bosque maduro o de referencia

Hipótesis 3. Los bosques dominados por especies exóticas tienen tasas de cambio florístico distintas hacia el bosque maduro que los dominados por especies nativas, a nivel de parcela, dependiendo de su nivel de tolerancia a la sombra. En el caso de la exótica intolerante a la sombra (*M. alba*), las tasas de cambio en los índices de similitud respecto al bosque maduro considerando abundancia, área basal y biomasa aérea serían comparativamente lentas; mientras que en la especie tolerante a la sombra (*L. lucidum*), los cambios en estas variables se verían acelerados.

Hipótesis 4. La tasa de cambio florístico hacia la composición del bosque maduro se correlacionaría negativamente con el área basal de *L. lucidum* y *M. alba*.

1.3. Área de estudio

1.3.1. *Selva subtropical de montaña o Yungas*

Esta provincia fitogeográfica se distribuye desde la frontera con Bolivia (23°LS), en los departamentos de Chuquisaca y Tarija, hasta el noroeste de Argentina, en el norte de la provincia de Catamarca (29°LS), incluyendo las provincias de Salta, Jujuy y Tucumán.

Se desarrolla principalmente sobre las vertientes orientales de las Sierras Subandinas, Sierras Pampeanas y Precordillera Oriental, en áreas con precipitaciones orográficas superiores a los 900 mm anuales distribuidas estacionalmente en un régimen monzónico con veranos lluviosos e inviernos secos (Grau & Brown, 1995). Estas sierras anteponen una barrera orográfica que condensa las corrientes húmedas provenientes del anticiclón del Atlántico Sur, fenómeno que permite la existencia de una espesa cubierta boscosa.

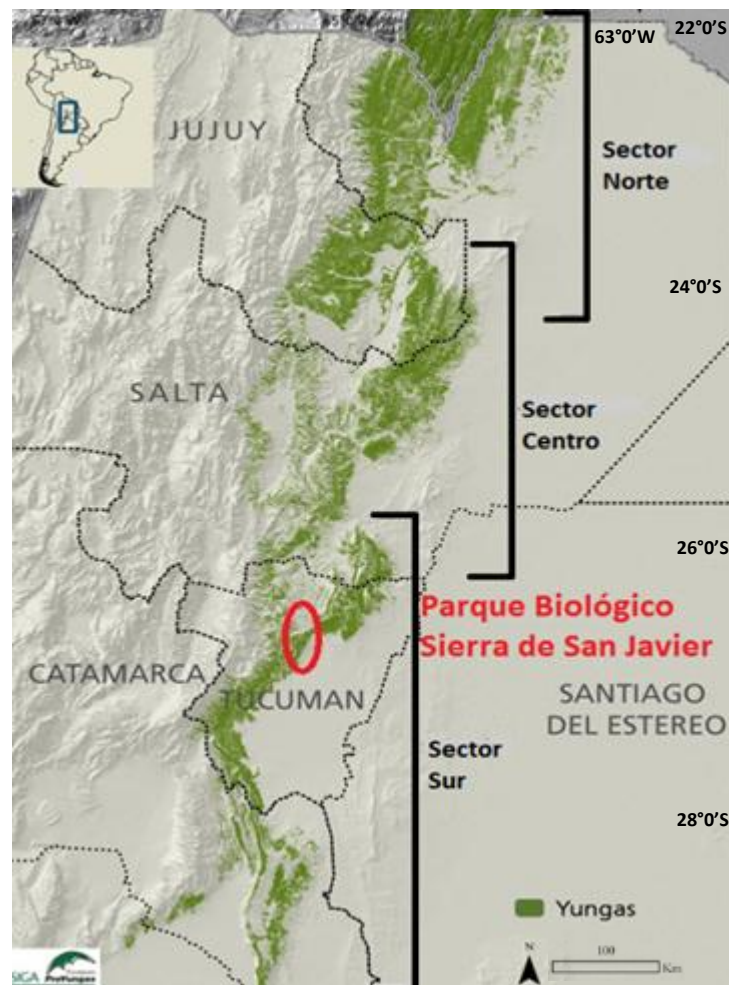
En Argentina, estas selvas presentan una longitud latitudinal de 700 km y menos de 50 km de ancho, en un rango altitudinal entre 400 y 3.000 metros sobre el nivel del mar (msnm), con una superficie potencial estimada en 4 millones de hectáreas (Brown *et al.*, 2001). La distribución fragmentada de los cordones montañosos que ocupan las Yungas, genera discontinuidad de las mismas a lo largo del gradiente norte-sur, incidiendo en el patrón de distribución geográfico de la biodiversidad. En este sentido, se reconocen tres sectores, Norte, Centro y Sur (Figura 1) con bosques xerofíticos chaqueños en áreas intermedias, que muestran una reducción de diversidad a medida que aumenta la latitud.

En respuesta al gradiente ambiental, la vegetación presenta una distribución altitudinal con características fisonómico-florísticas bien diferenciadas:

- (i) la selva pedemontana representa la franja altitudinal de bosque más baja, entre 400 a 700 msnm, correspondiendo a alrededor del 25% de las Yungas, y colinda en líneas generales hacia el este con el Bosque Chaqueño Semiárido. La selva pedemontana cumple un papel ecológico destacable en el contexto de las Yungas, ya que no solo presenta una alta diversidad biológica conteniendo un importante porcentaje de especies exclusivas -alrededor del 30% del total- (Brown, 1995), sino que además sirve de refugio a especies de otros pisos altitudinales de la selva de montaña (Brown & Malizia, 2004).

Es considerada como uno de los sistemas forestales más estacionales en Sudamérica (Prado, 1995) ya que se encuentran especies arbóreas adaptadas para soportar ciclos climáticos secos-húmedos de gran intensidad (Brown & Malizia, 2004) con un 70% de especies caducifolias. No obstante, la selva pedemontana ha sido la zona de las Yungas que ha tenido procesos de transformación más intensos desde fines de siglo XIX y principios del XX, en áreas de agricultura intensiva sobre todo para establecer plantaciones de caña de azúcar, conllevando a una simplificación estructural de los bosques.

Figura 1. Sectores de Yungas en el noroeste de Argentina



Fuente: SIGA / Fundación ProYungas, 2010

- (ii) la selva montana (700 a 1.500 msnm) con mayor abundancia de especies perennifolias y estacionalidad hídrica menos marcada que la selva pedemontana (constituye el nivel altitudinal de máxima pluviosidad entre 1.200 y 3.000 mm), presenta la mejor situación de protección (superior a las 150.000 hectáreas) en las Yungas, encontrándose representada en la mayor parte de las reservas y parques de la región, como el Parque Biológico Sierra de San Javier (Tucumán), Parques Nacionales El Rey, Baritú (Salta), y Calilegua (Jujuy) (Brown, 1995).

Dadas las fuertes pendientes y el régimen de lluvias intensas en el verano, no es posible el desarrollo de actividades agrícolas mecanizadas, ni ganaderas intensivas, por cuanto su uso se restringe a explotación forestal selectiva, agricultura en pequeñas parcelas y ganadería extensiva (Grau, 2005). Por esta característica, en este piso altitudinal persiste aún un alto porcentaje de los bosques primarios.

- (iii) el bosque montano (1.500 a 3.000 msnm) representa los “bosques nublados” por encima de los cuales se encuentran los “pastizales de neblina”, cuyo ecotono representa el paisaje con mayor heterogeneidad estructural (Brown *et al.*, 2001), dado tanto por el pastoreo como por la dinámica del fuego, que es utilizado por las

poblaciones locales para renovar las pasturas y controlar los procesos de sucesión secundaria.

Teniendo en cuenta esta distribución altitudinal, el área de estudio se ubica en las dos primeras zonas descritas, selva pedemontana y montana, en la Sierra de San Javier.

1.3.2. *La diversidad en las Yungas argentinas*

Desde el punto de vista de la diversidad regional y considerando particularmente el contexto biofísico, se tiene que como correspondencia al fuerte gradiente ambiental de las Yungas, se encuentra también un importante gradiente en la composición florística, convergiendo especies tanto tolerantes a la sequía y altas temperaturas en las zonas bajas (pedemontana), como tolerantes a altos niveles de humedad y eventos de heladas en las zonas altas (montana). Dadas estas condiciones ambientales se hace posible la coexistencia de especies con diferentes orígenes biogeográficos a lo largo del gradiente altitudinal (Brown *et al.*, 2001).

En este sentido, para la franja pedemontana se han cuantificado alrededor de 113 especies arbóreas (Morales *et al.*, 1995), varias de ellas de valor maderable y se han reconocido dos unidades ambientales diferenciadas: “selva de palo blanco y palo amarillo”, *Calycophyllum multiflorum* y *Phyllostylon rhamnoides*, en las áreas más septentrionales, y la “selva de tipa y pacará”, *Tipuana tipu* y *Enterolobium contortisiliquum*, en las áreas más meridionales (provincia de Tucumán).

Por otro lado, la selva montana se constituye en el nivel altitudinal más diverso, conteniendo una mezcla de especies perennifolias y caducifolias de origen biogeográfico principalmente amazónico. Morales *et al.* (1995) identificó 118 especies para este piso de vegetación, valor no muy lejano al encontrado para la zona pedemontana. En este también se reconocen dos unidades, la “selva de tipa y laurel”, *T. tipu* y *Ocotea porphyria*, entre 600 y 1.000 msnm, y la “selva de las mirtáceas” entre los 1.000 y 1.500 msnm, con abundancia de especies de esta familia como *Myrcianthes pungens*, *M. uniflora*, *M. callicoma*, *M. pseudomato* y *Blepharocalyx salicifolius*, además de *Cedrela angustifolia* y *Juglans australis*.

De esta manera, se presenta un patrón de riqueza de especies arbóreas, no sólo en el gradiente altitudinal sino también en el latitudinal. En el primer caso, se presenta una homogeneidad en la riqueza de árboles entre los 400 y 1.700 msnm, dada seguramente por un efecto de compensación entre los dos factores de estrés señalados para cada franja altitudinal y de esta manera el número promedio de especies registradas es de 20-40 especies/ha, cayendo este número abruptamente, al superar los 2.000 msnm donde los bosques son dominados por *Alnus acuminata* (Grau & Brown, 1995). En el segundo caso, se ha encontrado una reducción latitudinal de diversidad regional escalonada, dada por la fragmentación de los cordones montañosos, partiendo cerca de 40 especies/ha en la región Norte (Baritú), hasta 15-20 especies/ha en el extremo sur (Tucumán)³.

³ Morales *et al.*, 1995 estimó para el sector Norte, Centro y Sur de las Yungas, 167, 90 y 79 especies, respectivamente.

A nivel regional de las Yungas argentinas, Morales (1996) concluye que por ejemplo la riqueza de especies a escala local está muy influenciada por la riqueza regional, existiendo una relación lineal entre ambas, por lo que afirma que en este ecosistema la diversidad local depende más de la disponibilidad regional de especies para ocupar cierta comunidad, que de los factores ecológicos que actúan a escala local.

1.3.3. *Sierra de San Javier*

La Sierra de San Javier se ubica aproximadamente a 15 km al oeste de la ciudad de San Miguel de Tucumán, entre los 26°39' y 26°54' sur, y entre 65°17' y 65°27' oeste. Se orienta sobre un eje norte-sur y cubre un rango altitudinal entre los 500 msnm en el pedemonte oriental y 1.876 msnm en la cumbre del Taficillo (Grau *et al.*, 2010).

Desde 1973 el 65% de la superficie de esta Sierra, es decir, aproximadamente 14.000 hectáreas, forma parte del Parque Biológico Sierra de San Javier, dependiente de la Universidad Nacional de Tucumán (Gutiérrez, 2005). Protege una extensión de 9.476 hectáreas de bosque de Yungas, 1.077 hectáreas de vegetación herbácea y 3.527 de bosque de Chaco serrano (Grau *et al.*, 2010). Es quizás el área protegida de las Yungas Argentinas con mayor influencia antrópica por su cercanía a la ciudad de San Miguel de Tucumán, la más grande de la región, la cual se ha caracterizado durante varios siglos por un intenso desarrollo agrícola y ganadero (Grau & Aragón, 2000).

Buena parte de las áreas abandonadas en la región desde el año 1950, se encuentran actualmente dominadas por *L. lucidum* (Grau *et al.*, 2008a), definiéndose un paisaje actual consistente en un mosaico de áreas agrícolas y ganaderas (predominantemente de cítricos y caña de azúcar), bosques secundarios nativos (de entre 40 y 80 años de edad), bosques dominados por especies invasoras (de entre 5 y 50 años de edad) y plantaciones de especies exóticas (*Eucalyptus* sp y *Pinus* sp) (Lichstein *et al.*, 2004).

El clima es subtropical con un régimen monzónico de precipitaciones (inviernos secos, veranos lluviosos). La temperatura y las precipitaciones son fuertemente controladas por la topografía, presentando temperaturas máximas en el pedemonte oriental (19°C de temperatura media anual) y mínima en las zonas más altas (estimativamente, 12°C). Las precipitaciones probablemente alcanzan su máximo valor alrededor de los 1.000 msnm en las laderas orientales de la sierra (estimativamente, más de 1.500 mm anuales) y su mínimo valor en el norte (alrededor de 500 mm anuales). Durante la segunda mitad del siglo XX, las precipitaciones se incrementaron regionalmente en cerca de un 20% (Minetti & Vargas, 1997), en asociación a cambios continentales de circulación atmosférica relacionados con el cambio climático global (Grau *et al.*, 2010).

La Sierra de San Javier pertenece a la unidad orográfica de Sierras Centrales integrantes del sistema mofoestructural de Sierras Pampeanas (Alderete, 1998 citado por Sesma *et al.*, 2010) y a la Provincia Geológica de Sierras Pampeanas Septentrionales (Toselli y Rossi de Toselli, 1998 citado por Sesma *et al.*, 2010). Los suelos de la Sierra responden a condiciones naturales y antrópicas imperantes en la zona: posición topográfica, pendiente, cubierta vegetal, material originario y el uso del suelo. Estos condicionantes hacen que los suelos desarrollados en área cumbral, en las

laderas o en el pedemonte tengan características morfológicas y genéticas muy diferentes entre sí (Sesma *et al.*, 2010).

Los suelos de ladera se han desarrollado en los sectores de mayor inclinación de la Sierra, y se clasifican en el orden de los inceptisoles, con horizontes pocos desarrollados en los que se reconoce la acción de procesos formadores que los diferencia de los entisoles, y contienen minerales fácilmente metereolizables⁽⁴⁾ (Sesma *et al.*, 2010). En el pedemonte se presentan tres tipos de suelos: entisoles en los abanicos aluviales –importantes para la recarga hídrica de los acuíferos–, molisoles en los interabanicos –aptos para la agricultura– y nuevamente entisoles en terrazas fluviales –caracterizados por fuerte antropización.

⁴ Según la orientación de las laderas hay dos tipos de suelo: los de ladera norte son más secos y de menor desarrollo. Los orientados hacia el sur reciben mayor humedad, que influye en la meteorización del material parental (rocas metamórficas y sedimentos cretácicos) y en el desarrollo edáfico, no obstante el suelo se ve afectado por la fuerte erosión. En algunos casos se produce acumulación de material loésico lo cual permite un mayor desarrollo edáfico y junto con la disminución de la pendiente, hace que los procesos de degradación no sean tan intensos.

CAPÍTULO 2. MARCO TEÓRICO

2.1. Los bosques secundarios en el contexto mundial y regional

Los bosques secundarios se están convirtiendo cada vez más en el tipo de bosque predominante de muchos paisajes tropicales y subtropicales, donde gradualmente van adquiriendo funciones ecosistémicas comparables a las de los bosques primarios de antiguo crecimiento dado el nivel de degradación y deforestación que éstos han presentado. De esta manera los bosques secundarios tienen gran importancia ecológica porque proveen numerosos bienes y servicios ambientales, entre los cuales pueden mencionarse la producción de leña y carbón vegetal, protección y conservación de la fauna y de la flora, control de la erosión, regulación hídrica, captura de carbono, entre otros (Phillips & Gentry, 1994; Smith *et al.*, 1997; Guariguata & Ostertag, 2001).

Por lo general estos bosques se desarrollan espontáneamente en tierras abandonadas después de cultivos migratorios (o agricultura de “tumba y quema”), agricultura convencional abandonada o pastizales con densidad de pastoreo decreciente. En este sentido, el rasgo común a cualquier definición del bosque secundario en los trópicos húmedos, es el disturbio o perturbación al ecosistema, pudiendo éste ser causado u originado naturalmente (por fenómenos atmosféricos, geológicos, por la fauna silvestre, etc.), o bien por el hombre como actor principal (en cuyo caso se habla de disturbios de origen antrópico). Estas últimas perturbaciones son las más comunes y ocupan hoy en día una mayor superficie que las naturales⁽⁵⁾, además de tener implicaciones más importantes sobre el uso de la tierra, el desarrollo rural y la conservación de los recursos naturales en general.

En Latinoamérica y el Caribe, varios estudios continúan documentando la deforestación como uno de los procesos más importantes en la dinámica de cambio de uso del suelo en la región. Sin embargo en la primera década del siglo XXI hubo un incremento de más de 360.000 km² en el área ocupada por vegetación leñosa en toda la región, equivalente aproximadamente al 66% de la deforestación estimada para ese mismo periodo (Aide *et al.*, 2013).

Esta misma situación está ocurriendo en varios países a nivel mundial en donde los bosques secundarios crecen sobre áreas abandonadas, principalmente agrícolas (Chazdon, 2008), a causa de diversos factores entre ellos cambios demográficos, modernización de la producción agrícola, abandono de tierras agrícolas marginales, procesos migratorios (Grau & Aide, 2008).

Bajo esta perspectiva, entender los procesos ecológicos involucrados en el desarrollo de los bosques secundarios, es sumamente necesario para considerar dichos procesos de manera adecuada en el manejo de los recursos naturales y conocer la trayectoria sucesional que caracteriza estos bosques para planificar su uso, manejo y conservación.

⁵ A 2010 el área total de bosque correspondió a algo más de 4.000 millones de hectáreas, es decir el 31% de la superficie total de la tierra (FAO, 2011)

2.1.1. *Patrones temporales en la sucesión secundaria*

Uno de los procesos ecológicos más importantes es el de la sucesión secundaria, caracterizada por cambios que se suceden en el ecosistema después de un disturbio natural o humano que implica remoción de la biomasa preexistente (Gómez-Pompa *et al.*, 1979 citado por Smith *et al.*, 1997). Según Finegan (1996), basado en los estudios adelantados por Budowski, 1965; Gómez-Pompa & Vásquez-Yanez, 1981; Ewel, 1983, los primeros 100 años de la sucesión secundaria de un bosque neotropical pueden describirse en términos de tres fases, que se caracterizan por la presencia de cierto grupo de especies y durante las cuales la altura del dosel, la densidad de árboles y área basal, algunas veces alcanzan niveles encontrados en bosques maduros o sitios comparables, en menos de 30 años (Finegan, 1996).

Según este mismo autor y otros como Guariguata & Ostertag (2001) la sucesión secundaria forestal permite definir distintas fases: En la primera fase, el suelo recientemente abandonado es colonizado por una densa vegetación de hierbas, arbustos y trepadoras que se establecen inmediatamente después del disturbio, y luego surgen plántulas de especies arbóreas pioneras de rápido crecimiento, iniciando así la segunda fase; estos árboles pueden conformar un continuo dosel cerrado en menos de tres años, bajo cuya sombra las especies de la primera fase desaparecen.

Esta segunda fase puede durar 10 a 30 años dependiendo de la duración de las especies pioneras efímeras que conforman esta fase, y que en general constituyen una población de aproximadamente la misma edad. Luego estas especies dominantes son reemplazadas por individuos de especies pioneras longevas, iniciando así la tercera fase de la sucesión, la cual puede durar tanto como larga sea la vida útil de la especie dominante, tal vez 75 a 100 años en este caso. Durante este intercambio de dominio entre especies pioneras efímeras y longevas, la colonización por parte de especies tolerantes a la sombra, es probablemente continua desde el inicio de las fases de la sucesión.

Finegan (1996) señala dos factores principales que subyacen a los cambios sucesionales, i) el conjunto de diferencias intercorrelacionadas entre las especies en cuanto a tasas de crecimiento, tolerancia a la sombra, la longevidad y el tamaño en la madurez, la mayoría de las cuales colonizan el lugar poco después de su abandono, y ii) la competencia entre individuos de esas especies.

Por su parte Pickett *et al.* (1987) definen como causas generales de la sucesión a la i) disponibilidad de sitio, ii) disponibilidad diferencial de especies y iii) desarrollo diferencial de especies, dentro de las cuales se identifican algunos factores que modifican dicha sucesión como en el primer caso, la intensidad, duración y frecuencia de los disturbios, en el segundo caso, la configuración espacial, agentes dispersores, condiciones de suelo, entre otros, y en el tercer caso, factores como requerimientos para la germinación, tasas de asimilación y de crecimiento, modos de reproducción, patrones de distribución, historia de uso del suelo, condiciones de clima, estructura del suelo, presencia de predadores y herbívoros, presencia de competidores.

Por lo anterior la identificación de las tendencias florísticas (Finegan, 1996; Smith *et al.*, 1997; Peña-Claros, 2003), la evaluación de los cambios estructurales, florísticos y funcionales de los bosques, la estimación de tasas de cambio y el análisis de la existencia o no de una convergencia de los bosques secundarios hacia los primarios (Guariguata *et al.*, 1997; Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon *et al.*, 2007; Letcher & Chazdon, 2009; Norden *et al.*, 2009), resultan ser de interés para entender la dinámica de la sucesión que estaría determinada por un complejo conjunto de interacciones entre factores locales de sitio, historia de uso y estructura del paisaje, pool de especies a nivel regional, entre otros.

Este marco conceptual destaca entonces la importancia de las especies disponibles en el desarrollo de una determinada sucesión, y permite inferir que la presencia de especies exóticas con capacidad de dispersarse de manera abundante a las comunidades sucesionales, puede alterar su trayectoria florística y propiedades ecológicas.

2.2. Tendencias sucesionales y enfoques metodológicos

En particular para el Neotrópico algunos autores han reportado que la riqueza, composición florística y las características estructurales como la distribución diamétrica, el área basal y la biomasa aérea, pueden llegar a parecerse a las del bosque primario durante los primeros 30 a 50 años de la sucesión (Brown & Lugo, 1990) o por el contrario diferir enormemente por lo menos durante un siglo, dependiendo de la intensidad del uso previo del suelo (Finegan, 1996; Guariguata & Ostertag, 2001; De Walt *et al.*, 2003).

La consideración de la historia de uso del suelo ha provisto muchas señales sobre cómo la estructura y función de los bosques neotropicales es influenciada por la actividad humana, sin embargo aún no ha sido posible desarrollar un modelo determinístico que evidencie cómo ésta y la intensidad de uso, afectan a los bosques tropicales (Guariguata & Ostertag, 2001), siendo a veces muy difícil predecir los patrones de reemplazo de especies debido a la interacción de factores como los mencionados anteriormente.

Entre los métodos más eficaces para el estudio de la sucesión secundaria se encuentran el seguimiento de parcelas permanentes y el análisis de cronosecuencias. Mientras el primer enfoque es más preciso, el segundo permite una mayor cobertura temporal. Por esto, idealmente la combinación de ambos métodos mediante el seguimiento de parcelas permanentes en bosques de distinta edad, resulta un enfoque promisorio.

En la técnica de la cronosecuencia los cambios temporales pueden inferirse a partir de un conjunto de rodales con diferentes edades desde la perturbación (Chazdon *et al.*, 2007). En el monitoreo a la dinámica de la vegetación a través de parcelas permanentes se pueden evaluar los cambios florísticos y estructurales del bosque de manera precisa, cuantificar las tasas de recuperación durante procesos sucesionales (Carilla & Grau, 2011) y/o evaluar el impacto directo e indirecto de las actividades humanas en la riqueza, composición y estructura de la vegetación (Pellerin *et al.*, 2008), para así obtener una serie de datos que facilitan una aproximación al análisis de los

efectos netos y/o cambios acumulativos de los procesos ecológicos (Chazdon *et al.*, 2007).

Algunos de los resultados más destacables que se han obtenido en diferentes estudios que analizan parámetros como área basal y biomasa aérea en ciertas cronosecuencias, han sido:

- i) Parámetros como el área basal de los bosques secundarios incrementa asintóticamente a través del tiempo, y tiende asemejarse a los bosques primarios (Saldarriaga *et al.*, 1988; Denslow & Guzmán, 2000; Aide *et al.*, 1996 y Hughes *et al.*, 1999 citados por Guariguata & Ostertag, 2001; Peña-Claros, 2003). La tendencia en área basal refleja adecuadamente la tendencia en biomasa aérea, ya que ambas son calculadas a partir de los diámetros de los árboles, aunque las ecuaciones para biomasa suelen ser específicas del sitio y a veces incluyen altura de los árboles y densidades de la madera (Chazdon *et al.*, 2007).
- ii) En antiguos pastizales abandonados (Aide *et al.*, 1996) en sitios con menos de 60 años de recuperación, se ha identificado un patrón general de fuerte relación lineal positiva entre los parámetros de área basal, número de especies y diversidad, con la edad del rodal.
- iii) La mayor similitud en la estructura del bosque secundario y el bosque maduro ocurre en rodales de por lo menos 70 años de recuperación (DeWalt *et al.*, 2003).
- iv) La biomasa aérea se acumula rápidamente en los bosques secundarios, excepcionalmente hasta 100 toneladas por hectárea durante los primeros 15 años o más, y después la acumulación de biomasa puede variar dependiendo de la historia de disturbio que puede modificar la tendencia (Brown & Lugo, 1990).
- v) En parcelas agrícolas abandonadas pueden requerirse entre 140 a 200 años para que éstas se aproximen al área basal o biomasa de un bosque maduro (Saldarriaga *et al.*, 1988).

En todo caso, puede generalizarse que los rodales jóvenes se caracterizan por presentar mayores densidades de árboles, bajas áreas basales y una altura de dosel más baja que la de los bosques maduros o sucesionales tardíos (Saldarriaga *et al.*, 1988; Brown & Lugo, 1990) y se ha identificado que en bosques secundarios de aproximadamente 25 años de edad, se alcanza un 70% de la altura media y área basal de los bosques maduros (Peña-Claros, 2003; Pascarella *et al.*, 2000 citado por Chazdon *et al.*, 2007).

Incluso muchas de las características estructurales de los bosques maduros pueden ser alcanzados por los bosques secundarios dentro de los 20 a 30 años (Guariguata & Ostertag, 2001; Dent *et al.*, 2012), pues en comparación, la estructura de la vegetación en los bosques secundarios es mucho más simple que la de los maduros, aunque la edad, el clima y el tipo de suelo sean factores determinantes (Brown & Lugo, 1990).

La *invasión de especies exóticas* puede afectar el ritmo o la tasa a la que ocurre la recuperación de los bosques secundarios (Pickett *et al.*, 1987; Brown & Lugo, 1990; Finegan, 1996; Peña-Claros, 2003) y los procesos de sucesión secundaria. Este factor en

particular es favorecido por los disturbios (Hobbs & Huenneke, 1992 citado por Grau *et al.*, 1997) y puede afectar la trayectoria de la vegetación nativa alterando regímenes naturales de disturbio (Mack & D'Antonio, 1998) y reduciendo la diversidad (Meiners *et al.*, 2001).

En el caso particular del área de estudio, la Sierra de San Javier, evidencia previa sugiere que tanto los bosques sucesionales del pedemonte (selva basal) como en la zona cumbral (bosques de pino y aliso) muestran tendencias a converger composicionalmente hacia bosques maduros (Grau *et al.*, 2010).

2.3. Invasión de especies exóticas e implicaciones en la sucesión y diversidad

Según el Libro Rojo de la UICN de 2004, las especies exóticas invasoras son responsables de poner en peligro al 5,4% de las especies con algún grado de amenaza (Vilá *et al.*, 2008). Algunas de las repercusiones estarían asociadas con cambios en la abundancia e integridad genética de especies nativas, reducción de diversidad a nivel de comunidad o ecosistema afectando diferentes niveles tróficos, alteración de la estructura de comunidades nativas que repercute en los ciclos de materia y flujos de energía, lo que a su vez supone una alteración importante en el funcionamiento del ecosistema, entre otras.

Las comunidades naturales varían en cuanto a su vulnerabilidad a la ocurrencia de invasiones biológicas, por cuanto éstas se ven moduladas por el contexto espaciotemporal de referencia. Por ejemplo, los campos de cultivo abandonados donde ocurre la sucesión secundaria, son especialmente propicios para la invasión por especies exóticas, especialmente cuando se encuentran en zonas peri-urbanas caracterizadas por la abundancia y diversidad de fuentes de organismos potencialmente invasores, en particular por semillas de especies exóticas (Grau *et al.*, 2003; Grau *et al.*, 2008a; Aragón & Morales, 2003) de fácil dispersión.

Así mismo, el ambiente físico y su interacción con la disponibilidad de recursos y la oportunidad de las especies invasoras de escapar de sus enemigos naturales, juegan un papel preponderante en la definición de su potencial de invasión (Shea & Chesson, 2002), que también es afectado por la influencia de factores extrínsecos como el clima, latitud, fertilidad de suelos (Naeem *et al.*, 2000; Shea & Chesson, 2002).

Igualmente la producción de biomasa puede verse alterada, ya que algunos estudios han medido cambios o diferencias entre la biomasa en especies nativas versus invasoras exóticas bajo diferentes condiciones ambientales. Cuatro estudios en esta categoría examinaron si las invasoras tendían a alcanzar más alta biomasa/productividad que especies nativas ecológicamente similares. Dos de estos estudios encontraron que las invasoras alcanzaban mayor biomasa que una nativa (Pavlik, 1983b, Callaway & Josselyn, 1992 citados por Daehler, 2003), mientras que los otros dos no hallaron diferencias significativas entre uno y otro caso (Horn & Prach, 1994 y Smith & Knapp, 2001a citados por Daehler, 2003).

Estas diferencias son probablemente debidas a una combinación de factores, incluyendo la competencia. En el caso del *L. lucidum*, Lichstein *et al.* (2004) encontraron para la zona de estudio de esta tesis, que existe un impacto sobre el

reclutamiento de las nativas, ya que observaron que la fertilidad del suelo decrece conforme es más dominante el *Ligustrum*. Sin embargo en términos de acumulación de biomasa en bosques donde domina esta especie, no se ha establecido aún su diferenciación, pero probablemente sea más alta que la de las nativas, teniendo en cuenta sus características de alto crecimiento (Easdale *et al.*, 2007).

De esta manera las invasiones biológicas como las referenciadas para el área de estudio, particularmente por *L. lucidum*, tiene serias implicaciones sobre la diversidad regional-local y la dinámica sucesional de los bosques, ya que como han señalado Lichstein *et al.* (2004), aquellos bosques dominados por esta especie presentan menor diversidad en algunos grupos funcionales de plantas comparado con bosques secundarios dominados por nativas. En otras regiones de la Argentina, se ha descrito también una simplificación en la estructura y composición florística de los bosques dominados por esta especie, llegando en ocasiones a ser monoespecíficos (Martínez *et al.*, 2003).

Las dos especies focales de este estudio son originarias de China, dispersadas por aves, utilizadas como ornamentales, pioneras y ampliamente distribuidas (abundantes) en el área de estudio. Difieren, sin embargo en que *L. lucidum* tiene capacidad de regenerar en el interior del bosque, presentando una muy alta capacidad de rebrote en la base del tallo o mediante retoños radiculares (Grau & Aragón, 2000), mientras que *M. alba* se establece en sitios de alta luminosidad y no tolera la sombra del bosque maduro.

CAPÍTULO 3. MATERIALES Y MÉTODOS

Se presentan en esta sección los aspectos relacionados con las parcelas permanentes de sucesión secundaria y la cronosecuencia de bosques de ligustro de distinta edad, descripción de las especies exóticas invasoras de interés y los métodos utilizados para evaluar cada una de las hipótesis planteadas.

3.1. Parcelas permanentes de muestreo y cronosecuencia de ligustro

Desde el año 1991, como iniciativa del Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas –LIEY–, se establecieron seis parcelas permanentes de monitoreo, de una hectárea cada una, incluyendo bosques secundarios con diferentes historias de uso y tiempos de recuperación, y bosque primario. Cada parcela fue subdividida en 25 cuadrantes de 20×20 m y han sido monitoreadas desde su instalación cada 5 años, teniendo así registros para los años 1991, 1996, 2001, 2006 y 2011 de parámetros como Diámetros a la Altura del Pecho (DAP) y una estimación visual de la altura de los individuos de ≥ 10 cm de DAP.

Todos los árboles medidos y los que se incorporan en cada medición, se encuentran identificados con chapas metálicas numeradas -todas las mediciones y análisis están basados en especies leñosas arbóreas-. El tiempo de abandono de todas las parcelas (Cuadro 1) se estimó en el año 1991 a partir de fotografías aéreas tomadas en 1941 y 1973, y de entrevistas con habitantes locales (Grau *et al.*, 1997).

La mayoría de las parcelas analizadas tuvieron como uso anterior cultivos agrícolas herbáceos abandonados, a partir de los cuales se iniciaron los procesos de sucesión secundaria, y en solo dos de ellas, parcelas Mora 25 y Ligustro 15, habían antiguos cultivos de cítricos (Cuadro 1), lo cual en cualquier caso puede condicionar el desarrollo subsecuente de la vegetación definiendo el patrón de desarrollo en cada sitio y por ende la estructura horizontal, vertical y diamétrica de cada tipo de bosque.

Cuadro 1. Información básica de parcelas permanentes de monitoreo – Sierra de San Javier

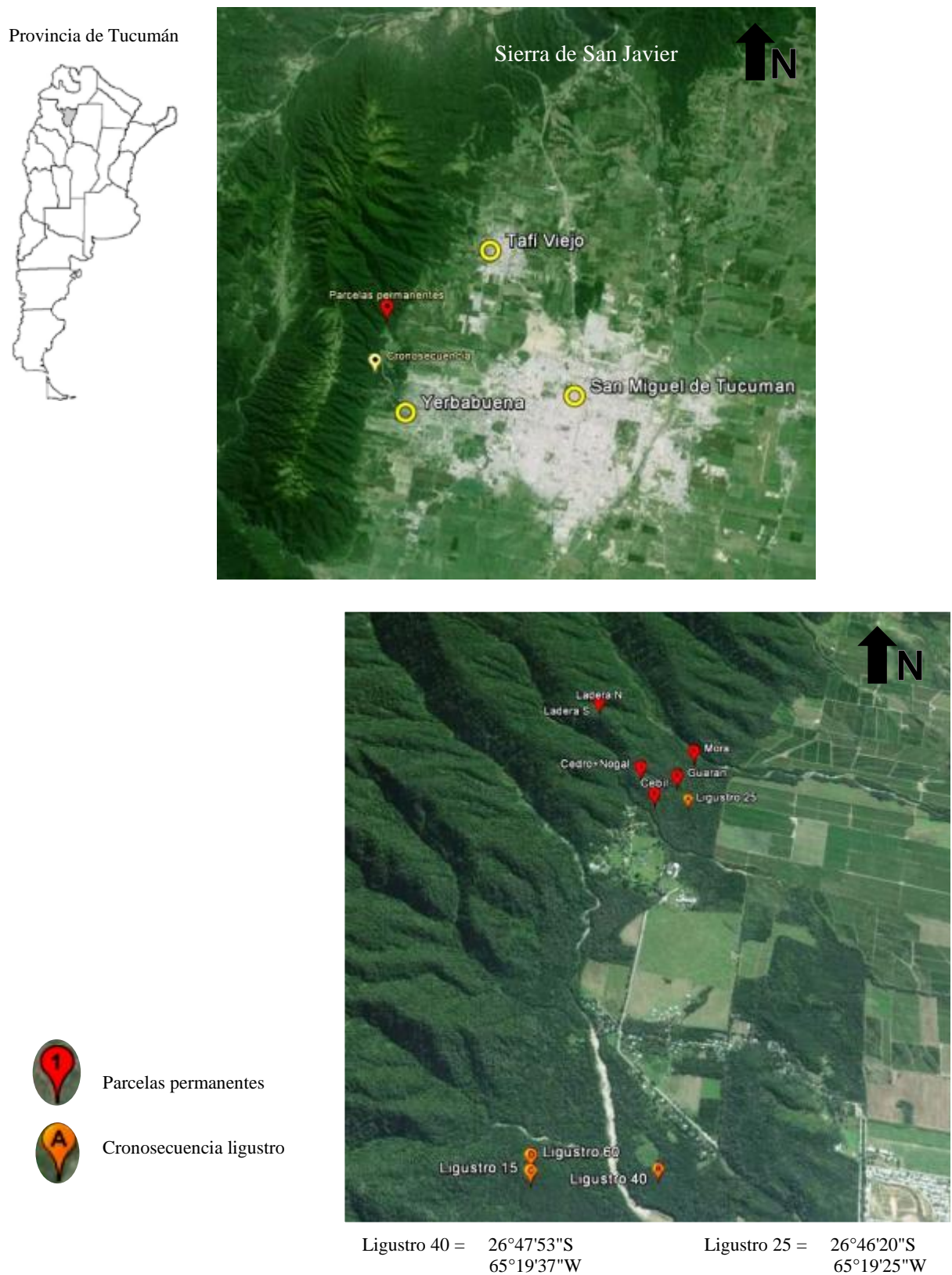
PARCELA	USO ANTERIOR	PENDIENTE (%)	ALTITUD (m.s.n.m)	TIEMPO	ÁREA (Hectárea)
				RECUPERACION EN 1991 ⁽¹⁾ y 2009 ⁽²⁾ (años)	
Guarán 12	Cultivo	<15	741	11-12	0,96
Mora 25	Cítricos	<15	740	20-25	1
Cedro+Nogal 50	Cultivo	<15	751	45-50	1
Cebil 50	Cultivo	40-55	805	45-50	1
Ladera N+50	Bosque maduro	30-40	910	>50	1
Ladera S+50	Bosque maduro	30-40	886	>50	1
Ligustro 15 años	Cítricos	<15	650	15	0,64
Ligustro 25-30	Cultivo-cítricos	<15	722	25-30	1
Ligustro 40-45	Cultivo	<15	616	40-45	1
Ligustro 60	Cultivo	<15	660	60	0,36

Fuente: Easdale, 2007 y datos dendrocronología

(1) En parcelas permanentes de bosque secundario

(2) En parcelas de la cronosecuencia de ligustro

Figura 2. Área de estudio y ubicación de parcelas permanentes y cronosecuencia de ligustro



En el marco de este estudio, se incorporaron cuatro nuevas parcelas permanentes de monitoreo establecidas en bosques secundarios dominados por *L. lucidum* con diferentes historias de uso y tiempos de recuperación (edades), conformando una

cronosecuencia en la cual no se realizaron remediciones durante esta tesis. Estas parcelas fueron subdivididas igualmente en cuadrantes de $20 \times 20\text{m}$ y en cada uno de ellos en 2009 se registraron los datos de las mismas variables de las parcelas descritas antes, identificando de la misma manera, los árboles muestreados.

Las parcelas de esta cronosecuencia, se nombraron como “Ligustro” junto con un número que representa el tiempo de recuperación de cada una de ellas (Ligustro 15, Ligustro 25, Ligustro 40 y Ligustro 60), y las parcelas permanentes de muestreo se identificaron con el nombre común de la(s) especie(s) más dominante(s) en cada una o ubicación en la ladera en el caso del bosque maduro (Guarín 12, Mora 25, Cebil 50, Cedro+Nogal 50, Ladera Norte +50 y Ladera Sur +50) acompañado del número de años de recuperación de cada parcela en el momento de su primera medición.

3.1.1. Estimación de la edad de las parcelas de muestreo

Para estimar el tiempo de recuperación de los bosques donde se instalaron las nuevas parcelas de ligustros y con el fin de verificar la edad de las parcelas permanentes de muestreo establecidas en 1991, se emplearon técnicas de dendrocronología. Aunque la aplicación de estas técnicas en la región tropical y subtropical, tiene fuertes limitaciones por el bajo número de especies que producen anillos anuales de crecimiento, básicamente por la ausencia de estacionalidad térmica, fue posible identificar y muestrear árboles de cedro tucumano (*C. angustifolia*) y nogal criollo (*J. australis*) dentro de las parcelas.

Estas especies presentan anillos claramente demarcados y buena uniformidad circular, ya que experimentan un periodo de dormancia en el crecimiento, ocasionado principalmente por la fuerte estacionalidad en las precipitaciones (Villalba *et al.*, 1998) que se presenta en esta región montano subtropical. En algunas parcelas también se muestrearon árboles de laurel tucumano (*O. porphyria*), en los que por el contrario, no se evidencian tan fácilmente los anillos, pero sí permiten tener una idea aproximada de la edad del rodal (Villalba, 1995; Grau *et al.*, 2003a).

De estas tres especies, fueron identificados y seleccionados los individuos más grandes, bajo el supuesto de que se tratarían de los primeros árboles establecidos luego del abandono en cada una de las nuevas parcelas y en las de la cronosecuencia, colectando en total 18 muestras con barreno mecánico de incremento. En laboratorio, las muestras fueron secadas, colocadas en regletas de madera y posteriormente pulidas con lijas de granos progresivamente más finos. Posteriormente bajo microscopio, fueron identificados y cuantificados los anillos de crecimiento, y siguiendo la metodología sugerida por Duncan (1989), se estimó el número de anillos faltantes ajustando la estimación de la edad del árbol en base a los patrones de curvatura de los anillos observados (Anexo 1).

3.2. Descripción general de las especies exóticas invasoras de interés

3.2.1. *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton

Pertenece a la familia Oleaceae, originario de China, conocido en occidente como siempreverde o ligustro. Es un árbol de hojas persistentes, de 3-12 m de altura (localmente hasta 18-20 m), con corteza lisa, hendida, color gris oscuro con lenticelas marcadas. Copa redondeada, irregular y extendida. Hojas opuestas, de 4-12 cm, simples, aovadas, acuminadas, glabras, brillantes, de margen entero. Flores hermafroditas, actinomorfas, hipóginas, pequeñas, blanco-verdosas, reunidas en amplias panículas terminales piramidales, con cáliz gamosépalo 4-lobado, corola gamopétala con 4 lóbulos casi tan largos como el tubo, blanca, 2 estambres soldados a la corola por la base de sus filamentos, y un gineceo bicarpelar sincárpico de ovario súpero. Fruto en baya de 4-10 mm diámetro, globosa u ovoide, azul-negruzca, perjudicial para el ser humano, pues su ingesta provoca vómitos, dolor de cabeza, tensión baja e hipotermia (UICN, 2010). Localmente la fructificación ocurre entre abril y septiembre con un pico en junio (Aragón, 2000).

El ligustro prefiere hábitats húmedos y áreas perturbadas, por lo que es frecuente encontrarlo en suelos deprimidos y bosques húmedos, bordes de las carreteras y terrenos agrícolas degradados (UICN, 2010). Los ligustros han sido ampliamente introducidos con fines ornamentales, sin embargo dada su buena adaptabilidad suele convertirse en invasora, tal y como ha sucedido en la zona de estudio, así como en hábitats naturales de otros países de Sudamérica: Brasil, Bolivia, Paraguay, Uruguay, Ecuador y Venezuela (Brand & Matthews, 2005) y del mundo: Australia, Mozambique, Nueva Zelanda, Estados Unidos, Sudáfrica, entre otros (UICN, 2010).

Algunas otras provincias y sectores de la Argentina, donde también se registra la ocurrencia de esta especie en la Red de Información sobre Especies Invasoras (Inter American Biodiversity Information Network-, 2010) son: **Buenos Aires** (Reserva Natural Otamendi-Campana, Arroyo La Corina-Azul, Parque Provincial Ernesto Tornquist, Sierra de la Ventana-Tornquist), **Córdoba** (Villa la Merced, Villa General Belgrano, Dique los Molinos, Villa Ciudad de América, La Rancherita, Embalse, Rio Cuarto), **Salta** (Parque Nacional Baritú, Parque Nacional El Rey), **Entre Ríos** (Parque Nacional El Palmar), entre otras.

Montaldo (2000) evaluó la fenología reproductiva, la producción y dispersión de semillas de cinco especies nativas y dos exóticas, entre ellas *L. lucidum*, en la Reserva Natural de Punta Lara (Buenos Aires), concluyendo que la oferta de frutos de las exóticas coincide con un periodo de baja diversidad y disponibilidad de frutos carnosos de las nativas. Aunque la especie tiene bajo porcentaje de nutrientes aprovechables para las aves, baja relación pulpa/semilla y muy baja proporción en la eficiencia reproductiva, aventaja ampliamente al resto de las especies en la cantidad de frutos ofrecidos y en la de semillas dispersadas, produciendo en cada ciclo, unas 33.000 flores/m² de copa.

Al indagar acerca de la capacidad invasora de la especie en la Sierra de San Javier, se halló un estudio que evaluó la dinámica de *L. lucidum* en parches de bosque

secundario, describiendo el desempeño de la especie en las etapas tempranas de su ciclo de vida y en distintos hábitats (Aragón & Groom, 2003), encontrando que ésta es capaz de germinar a partir, tanto de frutos caídos como de semillas dispersadas por aves (*Turdus rufiventris* y *Thraupis sayaca*), y sobrevivir en un amplio rango de hábitats, además que sus plántulas y juveniles pueden crecer de manera satisfactoria bajo diferentes condiciones de luz.

A su vez, Lichstein *et al.* (2004) evaluaron el impacto de la especie en el establecimiento de nativas -árboles, arbustos y lianas-, encontrando que la regeneración de éstas, parece estar limitada principalmente por la escasez de micrositios favorables en los bosques donde domina *Ligustrum*, mientras que ella no está limitada por restricciones ambientales o de dispersión. Así mismo se encontró que la fertilidad del suelo y la entrada de luz al sotobosque, disminuye con la dominancia de la especie afectando el reclutamiento de las nativas.

Además de lo anterior, se encontró que la especie tiene gran capacidad de rebrote, lo que le permite autoreemplazarse y por tanto el reemplazo de *L. lucidum* por especies del bosque maduro, probablemente lleve varias generaciones (Grau & Aragón, 2000). Igualmente en un análisis comparativo de las especies del bosque maduro y bosque secundario en la Sierra de San Javier, considerando variables como crecimiento, abundancia, distribución, tolerancia a la sombra, entre otras, se encontró que *L. lucidum* es la especie con mayor tasa de crecimiento en este sector de las Yungas (Easdale *et al.*, 2007).

En las primeras etapas de la instalación del bosque, *Ligustrum* es capaz de establecerse en diferentes condiciones de luminosidad, regenerando bajo sombra y evidenciando así comportamiento de especie sucesional tardía. Los bosques invadidos por esta especie muestran una simplificación en su estructura y composición florística, llegando en ocasiones a ser monoespecíficos (Martínez *et al.*, 2003).

Adicionalmente los resultados de un estudio sobre el efecto de la invasión del ligustro en la dinámica hídrica de las Yungas en la Sierra de San Javier, indican que esta especie estaría afectando el contenido de agua en el suelo, al menos en los horizontes más superficiales y que podría limitar el acceso a este recurso por parte de otras especies (Zamora *et al.*, 2014).

3.2.2. *Morus alba* L.

Pertenece a la familia Moraceae, originaria de China, conocida como morera blanca, moral blanco o simplemente morera. Es un árbol caducifolio monoico de 12-15 m de altura, con tronco de corteza grisácea, resquebrajada longitudinalmente. Hojas alternas, caedizas, simples, estipuladas, largamente pecioladas, con lámina de 6-12 cm, ovada, algo asimétrica en la base, indivisa o poco lobada, crenado-dentada en el margen, glabra por el haz, y con escasos pelos agrupados en las esquinas de los nervios por el envés. Flores unisexuales, actinomorfas, pequeñas, poco vistosas; las masculinas con 4 sépalos de 1.5 mm y 4 estambres, reunidas en espigas densas, alargadas; las femeninas hipóginas, reunidas en espigas densas ovoides mucho más cortas, con pedúnculo largo, presentan 4 sépalos acrescentes, luego carnosos, y un gineceo bicarpelar sincárpico de ovario súpero y 2 estigmas exertos. Fruto en aquenio de 2-3

mm, ovoide; el conjunto apretado de todos los aquenios de la espiga, cada uno rodeado por los 4 sépalos carnosos, constituye una infrutescencia llamada sorosis o sincarpo, de 1.5-2.5 cm, que es la mora. Localmente en la Sierra, la fructificación ocurre desde principios de la primavera hasta el mes de enero (Aragón, 2000).

La morera tradicionalmente se emplea para la alimentación del gusano de seda, también como planta ornamental, alimentación animal, sombreado y control de erosión. Se considera "cosmopolita" por su capacidad de adaptación a diferentes climas y altitudes.

En la Base de Datos Mundial de Especies Invasoras (GISD) manejada por el Grupo de Especialistas en Especies Invasoras de la UICN (ISSG), se reporta también la ocurrencia e invasibilidad de *M. alba* en áreas naturales de otros países como Brasil, Canadá, Ecuador, Hungría, Italia, Japón, Rumanía, Sudáfrica, Estados Unidos, entre otros (UICN, 2010).

En la provincia de Tucumán, en el Parque Nacional Campo de los Alisos se ha reportado también la ocurrencia de *M. alba*, así como en otras provincias y sectores de la Argentina, cuyo registros se encuentran incorporadas en la Red de Información sobre Especies Invasoras (Inter American Biodiversity Information Network-, 2010); algunos de estos lugares son: **Buenos Aires** (Reserva Natural Otamendi-Campana), **Chaco** (Reserva Natural Estricta Colonia Benítez), **Misiones** (Parque Nacional Iguazú), **Entre Ríos** (Parque Nacional El Palmar), entre otras.

En algunas regiones se ha reportado la hibridación de esta especie con algunas especies nativas, como ocurre en Ontario, donde esta especie rápidamente reemplaza e hibridiza con *Morus rubra*, una especie de mora nativa de la parte Este de Norteamérica que se encuentra dentro de la lista de especies amenazadas de Canadá (UICN, 2010). Se ha reportado también en Estados Unidos y Sudáfrica el desplazamiento de algunas especies nativas, dada la alta tasa de crecimiento y gran adaptabilidad a ambientes adversos de *M. alba*, lo que le permite establecerse y diseminarse rápidamente. Sin embargo, ésta logra establecerse solamente en sitios de alta luminosidad y no tolera ni regenera en la sombra de un bosque maduro, por lo que podría ser reemplazada en una etapa sucesional posterior, cuando las especies nativas la superen en altura. Por lo menos, esto es lo que ha sido observado en la Sierra de San Javier (Grau *et al.*, 1997; Grau & Aragón, 2000).

A nivel local se evaluó el aporte de recursos de esta especie (y de *L. lucidum*) para las aves frugívoras, encontrando que el número de especies que las consumieron (5-7 especies) fue superior al de la mayoría de nativas (3 especies), con una alta frecuencia en el uso de sus frutos, lo cual estaría relacionado con su gran producción, particularidades fenológicas, abundancia, y agregación de los individuos (Aragón, 2000).

3.3. Evaluación de la dominancia de especies exóticas invasoras y su efecto en la diversidad

Para cumplir con el objetivo de describir la diversidad, composición florística, biomasa y estructura de bosques secundarios en parcelas permanentes de muestreo y cronosecuencias de sucesión secundaria, y evaluar la hipótesis planteada de que “*La diversidad local (alfa) del bosque secundario se asociaría negativamente con el grado de dominancia de especies exóticas invasoras a escala de parcela y subparcela*”, se computaron las siguientes variables:

- i) Estructura horizontal (abundancia, frecuencia, dominancia) e IVI
- ii) Riqueza y diversidad de especies (alfa, beta, gamma)
- iii) Curvas de acumulación de especies y rarefacción
- iv) Correlación entre las variables de dominancia de las dos especies exóticas invasoras y diversidad
- v) Cambios en la composición y estructura de los bosques por efecto de la dominancia de las especies exóticas invasoras

3.3.1. Estructura horizontal

Los datos obtenidos en campo fueron tabulados diferenciando sitios de muestreo, cuadrantes (subparcelas) y especies, y junto con los registros anteriores de las parcelas permanentes de bosques secundario, se procedió a determinar la estructura horizontal (abundancia, frecuencia, dominancia), de cada una de ellas, y posteriormente se estimó la importancia ecológica dentro del ecosistema de cada especie (Índice de Valor de Importancia -IVI).

El análisis de la estructura horizontal cuantifica la participación de cada especie con relación a las demás y muestra cómo se distribuyen espacialmente. Puede evaluarse mediante índices que manifiestan la ocurrencia y el número de las especies, (abundancia, frecuencia, dominancia).

Abundancia

El concepto de abundancia o densidad está asociado con la ocupación del espacio que hacen los individuos en la unidad de muestreo, para lo cual se requiere la utilización de índices de densidad, estimando la participación de las especies en la masa boscosa en términos absolutos y relativos. La abundancia relativa se calculó de la siguiente manera:

$$Ar = \frac{\Sigma \text{ individuos de la especie}}{\text{N}^\circ \text{ total de individuos en la parcela}} \times 100$$

En el caso de las parcelas de la cronosecuencia que tuvieron tamaños distintos a una hectárea, se estimaron los valores para la unidad completa a partir de los promedios obtenidos por cuadrante, multiplicado por 25 que es el número de cuadrantes que cubren una hectárea. Así mismo, considerando la proporción de presencia de las exóticas invasoras y nativas, se estimó el número de individuos probables en la unidad completa.

Frecuencia

Este parámetro analiza la distribución de cada especie en el bosque, sin tener en cuenta el número de individuos de la misma. Primero se halla la frecuencia absoluta calculando la relación porcentual entre el número de veces que aparece una especie en las subparcelas y el número total de subparcelas muestreadas, y luego este valor se divide entre la suma de las frecuencias absolutas de todas las especies para hallar la frecuencia relativa, así:

$$Fr = \frac{\text{Frecuencia absoluta de la especie}}{\text{Suma de las frecuencias de todas las especies}} \times 100$$

Dominancia o Área Basal

Representa el grado de cobertura de los individuos, expresado en el espacio ocupado por los mismos, dando una idea de la influencia que cada especie tiene sobre las demás. Se utiliza el DAP (Diámetro a la Altura del Pecho) de los individuos para hacer su caracterización; según Lamprecht (1990), las investigaciones han determinado una correlación lineal alta entre el diámetro de las copas y el del fuste. La dominancia absoluta es la suma de las secciones de los fustes de los individuos de cada especie, y la dominancia relativa (la participación de cada especie en relación al área basal total) se calculó de la siguiente manera:

$$Dr = \frac{\text{Suma de áreas basales de la especie}}{\text{Suma de las áreas basales de todas las especies}} \times 100$$

Así pues, de la variable DAP se deriva el área basal que se define como la superficie de una sección transversal del fuste de un árbol, medido para cada uno de los árboles. Se puede calcular aplicando la fórmula $0.78539 \times \text{DAP}^2$

En el caso de las parcelas de la cronosecuencia que tuvieron tamaños distintos a una hectárea, se estimaron los valores para la unidad completa a partir de los promedios obtenidos por cuadrante, multiplicado por 25 que es el número de cuadrantes que cubren una hectárea.

Índice de Valor de Importancia (IVI)

Este índice es utilizado en la estimación adecuada del “valor o peso ecológico” de cada especie dentro de la unidad vegetal estudiada y se obtiene sumando los valores relativos de abundancia, frecuencia y dominancia, ya que según Lamprecht (1962) estos enfoques específicos sin combinar, no suministran sino informaciones parciales y hasta cierto punto, aislados.

El IVI se calculó así:

$$IVI = Ab\% + Dom\% + Frec\%$$

Ar% = Abundancia relativa de la especie

Dr% = Dominancia (área basal) relativa de la especie

Fr% = Frecuencia relativa de la especie

Finalmente, con los valores de algunos de estos parámetros estructurales se generaron figuras consolidadas por grupo de parcelas, que permitieran identificar las tendencias a lo largo del tiempo tanto de las especies nativas como de las exóticas invasoras de interés, en términos de su abundancia, frecuencia y área basal.

Para ello se consideró en el eje horizontal un periodo de más de 60 años que va desde los 12 años de recuperación que tenía la parcela más joven (Guarán 12) en la primera medición en 1991, hasta los 75 años que tendría el bosque maduro en la última medición en 2011 (ver Cuadro 1).

Adicionalmente se construyeron dos gráficos de dispersión (*scatter plots*) con los datos de abundancia y área basal de cada parcela (eje y), relacionados con el mismo periodo de los 12 a 75 años mencionados (eje x), para encontrar el tipo de relación existente entre las dos variables.

3.3.2. Riqueza y diversidad de especies

En este caso se analizó la diversidad alfa, beta y gamma para los años 1991 y 2011 y complementaria a la primera de ellas, se incluyó la construcción de curvas de acumulación de especies y la aplicación del método de rarefacción para comparar la riqueza específica, ya que se tuvieron unidades de muestreo de tamaño desigual.

Diversidad alfa

Definida como la diversidad de especies de una comunidad particular o unidad de muestreo. Para este análisis se empleó uno de los índices que se basa en la estructura de la comunidad (especies en relación a su abundancia), el de Shannon-Wiener y se calculó mediante el programa PAST 3.01 que es un paquete de análisis de datos,

originalmente destinado a la Paleontología, pero ahora ampliamente usado en otros campos de la biología (Hammer *et al.*, 2001).

Índice de Shannon–Wiener

Mide el grado promedio de incertidumbre para predecir la especie a la que pertenece un individuo tomado al azar dentro de las unidades de muestreo (Zarco-Espinosa *et al.*, 2010). Por lo tanto, $H' = 0$ cuando la muestra contenga solo una especie, y, H' será máxima cuando todas las especies S estén representadas por el mismo número de individuos n_i , es decir, que la comunidad tenga una distribución de abundancias perfectamente equitativa (Villarreal *et al.*, 2006; Pla, 2006).

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

Donde $p_i = n_i / N$

n_i = N° individuos por especie

N = N° de individuos total

De esta manera H' se expresa con un número positivo, que en la mayoría de los ecosistemas naturales varía entre 1 y 5 (Orellana, 2009).

Una vez estimado este índice y para hacer posible su comparación entre parcelas, se consideró lo planteado por Hill (1973) quien sugiere realizar transformaciones matemáticas a los índices y propone la denominada serie de números de diversidad Hill, cuyas unidades son números de especies. En este caso el número de Hill utilizado fue:

$$\text{Número 1} = e^H \quad \text{Antilogaritmo de } H \text{ (índice de Shannon-Wiener)}$$

El antilogaritmo de H (e^H) cuantifica el número de especies, igualmente abundantes, suficiente para producir el mismo grado de incertidumbre, o sea el mismo valor de H .

Finalmente se comparó el índice de diversidad Shannon obtenido a nivel de subparcelas permanentes y de la cronosecuencia de ligustro, mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para k muestras independientes (SPSS Statistics v.20), dado que el conjunto de datos no presentó una distribución normal.

Por último, para determinar qué medias del índice de diversidad diferían entre sí, y particularmente lo que sucedía respecto a las unidades de referencia de Ladera N+50 y Ladera S+50 (bosque maduro), se aplicó la prueba de rango post-hoc Dunn's (Bonferroni) la cual permite hacer múltiples comparaciones. Esta es básicamente la misma prueba Bonferroni excepto que el nivel de significancia es dividido por el número de comparaciones hechas (Japkowicz & Shah, 2011).

Curvas de acumulación de especies y rarefacción

Las curvas de acumulación de especies sirven para estimar el número de especies esperadas a partir de un muestreo. Muestra cómo el número de especies se va acumulando en función del número acumulado de muestras y en consecuencia, es útil para establecer la representatividad del muestreo y la riqueza de especies por localidad al relacionar los valores observados de la riqueza con los valores esperados a partir de estimadores no paramétricos (Villarreal *et al.*, 2006). En nuestro caso, y para este análisis en particular, las subparcelas de 20 × 20 m -de cada parcela evaluada- correspondieron a las “muestras”.

Con los datos de abundancia por especie, se construyó la curva de acumulación de especies observadas (S_{obs} Mao Tau), utilizando el programa EstimateS (versión 7.5.2). El estimador Mao Tau compara la riqueza entre dos o más sitios ofreciendo intervalos de confianza de hasta 95%.

Debido a que los tamaños de las parcelas permanentes difirieron en algunos casos de las de la cronosecuencia de ligustro, se procedió a aplicar el método de rarefacción basado en muestras para poder comparar la riqueza específica, calculando el número esperado de especies de cada muestra al reducirlas a un tamaño igual para todas, es decir, reduce el tamaño de la muestra mayor para equipararla con la muestra menor (Villarreal *et al.*, 2006; Gotelli & Colwell, 2011).

Para este último análisis se utilizó también EstimateS 7.5.2, calculando los estimadores de riqueza de especies en cada parcela. Los estimadores calculados basados en abundancias, fueron Chao 1, ACE -estimador de cobertura- y Cole rarefaction (Gotelli y Colwell, 2011).

Luego para poder comparar los resultados de riqueza, considerando que el tamaño de muestra (parcela) más pequeño fue de 3.600 m² (9 subparcelas en Ligustro 60 años) e identificando si S (la riqueza observada completa de la parcela más pequeña) se ubicó dentro del intervalo de confianza de 95% de S^* (la riqueza de especies esperada basada en las subparcelas al azar de tamaño 3.600 m²), se evaluó si el valor observado caía o no dentro del intervalo de confianza para aceptar o rechazar la hipótesis de que la riqueza de la muestra más pequeña basada en todos los individuos, no difiere de la riqueza de una sub-muestra del mismo tamaño de 3.600 m², a $p < 0.05$ (Kraker-Castañeda & Cobar-Carranza, 2011).

Diversidad beta

La diversidad beta mide el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje, y en este caso se utilizó un índice basado en la diferencia en la composición de especies, como medidas de complementariedad, similitud/disimilitud o de distancia entre las muestras, a partir de datos cuantitativos como la abundancia proporcional de cada especie (Moreno, 2001).

En este caso se empleó el índice de Sørensen, cuyo coeficiente indica qué tan similares/disímiles son dos muestras.

Coefficiente de similitud de Sørensen para datos cuantitativos

Corresponde a un método cuantitativo, que son los que expresan la semejanza entre dos muestras considerando la composición de especies y sus abundancias. Este índice relaciona la abundancia de las especies compartidas con la abundancia total en las dos muestras (Villarreal *et al.*, 2006).

Es considerada como una de las más efectivas medidas de similitud basada en la abundancia proporcional de especies, conservando la sensibilidad aún en el conjunto de datos más heterogéneo y dando menos peso a los valores atípicos.

$$I_{\text{scuant}} = 2pN / (aN + bN)$$

aN = N° total de individuos en el sitio A

bN = N° total de individuos en el sitio B

pN = Sumatoria de la abundancia más baja de cada una de las especies compartidas entre ambos sitios.

Por último se realizó en PC-ORD v. 5, un análisis de cluster o conglomerados que es una técnica cuya idea básica es agrupar un conjunto de observaciones en un número dado de grupos (método jerárquico aglomerativo⁽⁶⁾ y algoritmo de grupo emparejado). Este agrupamiento se basa en la idea de distancia o similitud entre las observaciones, y en este caso se utilizó la medida de distancia de Sørensen.

Diversidad gamma

La diversidad gamma es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultante tanto de las diversidades alfa como de las beta o una medida de la tasa de recambio de especies en un rango de comunidades a escala geográfica (McCune & Grace, 2002).

Para este análisis se utilizó la fórmula basada en la riqueza de especies planteada por Lande (1996), la cual divide el valor de la diversidad gamma en dos componentes aditivos y positivos: diversidad dentro de las comunidades (alfa) y diversidad entre comunidades (beta), de forma que:

$$\text{Gamma} = \text{alfa promedio} + \text{beta}$$

$$\beta_L = \sum q_j (S_T - S_j)$$

⁶ Parte con una situación en que cada observación forma un conglomerado y en sucesivos pasos se van uniando, hasta que finalmente todas las situaciones están en un único conglomerado

Donde,

q_j = peso proporcional de la comunidad j , basado en su área o cualquier otra medida de importancia relativa. En este caso basado en el área.

S_T = Número total de especies registradas en el conjunto de comunidades.

S_j = Número de especies registradas en la comunidad j .

De esta forma, el valor de diversidad gamma obtenido está expresado en número de especies y considera los elementos biológicos analizados originalmente por Whittaker (1972). Su valor suele aproximarse al número total de especies registradas en todas las comunidades.

3.3.3. Relación entre las variables de dominancia de las dos especies exóticas invasoras y diversidad

Para “...determinar la asociación de los patrones observados y la dominancia de *L. lucidum* y *M. alba* a diferentes escalas espaciales” y evaluar la hipótesis de que “La diversidad local (alfa) del bosque secundario se asociaría negativamente con el grado de dominancia de especies exóticas invasoras a escala de parcela y subparcela”, se realizó el análisis de correlación entre la dominancia de las dos especies exóticas invasoras y el índice de diversidad de Shannon obtenido tanto a nivel de subparcela como de parcela completa.

Para ello se obtuvo el área basal (m^2) o dominancia de las especies exóticas en cada parcela en los años 1991 y 2011, y la diferencia de los valores de dominancia entre los dos periodos se contrastó con la de los valores de diversidad estimados para los mismos años, mediante análisis de correlación utilizando el programa SPSS v.20. Este análisis se realizó para las parcelas Guarán 12, Mora 25 y Cedro+Nogal 50 donde hubo presencia de *L. lucidum* y *M. alba* en los años analizados, y por supuesto para las de la cronosecuencia de ligustro establecidas en 2009 considerando un solo dato de referencia.

3.3.4. Cambios en la composición y estructura de los bosques por efecto de la dominancia de las especies exóticas invasoras

Adicionalmente y con el fin de contrastar uno de los parámetros calculados previamente, -el índice de valor de importancia (IVI)- y analizar el efecto de la dominancia de las especies exóticas invasoras sobre la composición y estructura de los bosques, se elaboró una matriz primaria con los valores de IVI relativizados de todas las especies para los años 1991 y 2011, excluyendo los datos correspondientes a las dos especies exóticas invasoras y también una matriz secundaria con los datos de área basal (dominancia) de estas dos especies.

Luego se aplicó el método de ordenamiento multivariado de Análisis de Componentes Principales (PCA) del programa PC-ORD v. 5., con el cual como con todos los métodos de ordenación existentes, se busca reducir la dimensión del número de variables u objetos inicialmente considerados en el análisis, pero en particular éste pretende transformar un conjunto de variables (variables originales) en un nuevo

conjunto de variables (componentes principales), no correlacionadas entre sí (Cayuela, 2010).

En este caso se utilizó este método, pese a tener una serie de principios no cumplidos como el de la correlación entre las variables originales, ya que la intención era evidenciar las “distancias” (disimilitud) existentes entre unidades de muestreo con datos de fechas extremas (1991-2011) y con este método se logra tener exactamente las distancias euclidianas en los dos ejes generados entre dichas unidades, y además describir de manera repetible una o más trayectorias sucesionales determinadas por la dinámica de los bosques analizados.

En el ordenamiento multidimensional se agregaron los respectivos vectores sucesionales representados por flechas, para identificar visualmente cambios en la composición de especies en los sitios de muestreo y tendencias sucesionales en general, lo cual fue válido para las parcelas permanentes de muestreo que contaban con la información de los años extremos de 1991 y 2011.

Paralelamente al análisis de componentes principales, se estimaron las disimilitudes entre pares de parcelas (1991 y 2011) respecto a las de bosque maduro y las de ligustro, a través de la medida de distancia de Sørensen (Bray Curtis), de manera que fuera posible identificar preliminarmente, diferencias en la “velocidad de sucesión” ocurrida entre unidades de muestreo.

3.4. Evaluación de trayectorias sucesionales en bosques dominados por especies nativas y especies exóticas invasoras

Para evaluar la hipótesis planteada de que “*Los distintos bosques secundarios experimentan cambios en composición a lo largo de las trayectorias sucesionales y tenderían a una convergencia composicional con el bosque maduro o de referencia*” se utilizó la información registrada para las parcelas permanentes de bosque secundario durante los años 1991, 1996, 2001, 2006 y 2011, y la de las parcelas de cronosecuencia de ligustro establecidas en el año 2009; se analizaron los patrones florísticos basados en los parámetros estructurales de abundancia, área basal, biomasa aérea e IVI, identificando trayectorias sucesionales en estos bosques dominados por especies nativas y por las dos exóticas invasoras de interés.

Estos análisis se realizaron mediante la técnica de “ordenamiento multidimensional no métrico” (non-metric multidimensional scalling –NMDS).

3.4.1. Parámetros estructurales

Considerando las seis parcelas permanentes de muestreo en bosque secundario y sus cinco remediciones, así como las cuatro parcelas de la cronosecuencia de ligustros, se incluyeron en el análisis un total de 34 unidades de muestreo. Para cada una de ellas se consolidó la información relacionada con los parámetros de abundancia, área basal, biomasa aérea e IVI discriminada por especie (42 especies en total) y se construyeron las matrices primarias respectivas. Las definiciones de los parámetros de abundancia,

área basal e IVI se presentaron con anterioridad en la sección 3.3.1, por tanto solo se presenta aquí la de biomasa aérea.

Biomasa aérea

Constituye la biomasa viva que se encuentra sobre el suelo (p.e hojas, fustes y ramas) incluyendo todas las plantas leñosas (árboles, arbustos, hierbas, palmas). Para el análisis de estos bosques en particular se incluyeron solo los árboles con DAP ≥ 10 cm.

La biomasa aérea (AGB expresada en t/ha) se calculó a partir de la ecuación desarrollada por Chave *et al.* (2005) para bosques húmedos, que utiliza el diámetro del árbol (DAP expresado en cm) y la densidad de la madera (ρ expresada en g/cm³) y da como resultado el peso seco de un árbol en kg:

$$AGB = \rho * \exp (-1,499 + 2,148 \ln DAP) + 0,207(\ln DAP)^2 - 0,0281 (\ln DAP)^3$$

A su vez los datos de densidad de la madera, se obtuvieron de acuerdo al “*Protocolo para estimar los parámetros estructurales basados en biomasa*” generado por el Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas (LIEY), en el que se establece que en primer orden deben utilizarse los valores estimados por Easdale *et al.* (2007), el cual presenta las densidades de la madera para la mayoría de las especies de la Sierra de San Javier (publicación local); en segundo lugar deben utilizarse los valores del listado de densidades secas de maderas generado por INTI-CITEMA (2007) (publicación nacional); y por último, si no es posible hallar el valor de la densidad de la madera de la especie de interés en las publicaciones anteriores, utilizar entonces los valores presentados por Chave *et al.* (2006) (publicación internacional).

Una vez halladas las densidades de la madera de cada especie y con los valores de DAP registrados en las mediciones, se procedió a aplicar la ecuación y luego expresar los valores a toneladas por hectárea, con los que se construyó una matriz primaria para las 42 especies y las 34 unidades de muestreo.

Como se señaló en la sección 3.3.1., los datos de esta variable (como los de abundancia y área basal) fueron extrapolados a una hectárea por la diferencia de tamaños de algunas parcelas frente a las demás, para realizar el análisis de la relación existente entre dichas variables y el tiempo de recuperación.

Finalmente como se hizo con las variables abundancia y área basal, se construyó un diagrama de dispersión con los datos de biomasa aérea de cada parcela (eje y), la edad de las parcelas, de los 11 a 75 años (eje x). Se realizó un análisis de regresión con el propósito de describir cuantitativamente la relación existente entre las variables; aunque reconociendo que no se cumplen los supuestos que requieren este tipo de regresiones (distribución normal de los datos, homocedasticidad, etc) para análisis rigurosos en el sentido estadístico.

3.4.2. Ordenamiento multidimensional no métrico (NMDS)

A partir de la generación de las matrices con los valores de abundancia, área basal, biomasa aérea e IVI de todas las especies en cada una de las unidades de muestreo (parcelas) se procedió a evaluar la hipótesis planteada sobre la tendencia de los bosques secundarios hacia la convergencia composicional con el bosque maduro o de referencia, para lo cual se aplicó el NMDS con el que se busca generar una representación gráfica con pocos ejes para encontrar relaciones no lineales, que resuman la variación presente en los datos (Cayuela, 2010).

Dado que el NMDS es una técnica numérica que busca diferentes soluciones de forma iterativa y detiene el análisis computacional hasta obtener una solución aceptable o cuando se llegue al límite de iteraciones solicitadas (lo que ocurra primero) (Moreno-Casasola & López, 2009), fue necesario realizar pruebas de aleatorización para encontrar la mejor solución en los análisis de cada parámetro de IVI, abundancia, área basal y biomasa aérea (corrida con modo autopiloto incluida en el programa PC-ORD 5.0– con la opción lento y completo), indicando los niveles de estrés y p-valor (prueba de Monte Carlo) considerando los criterios del número de iteraciones (200), índice de similitud (Sørensen), criterio de inestabilidad (0.0001), corridas reales (250) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Resultados de niveles de estrés y *p-valor* en el ordenamiento no métrico

	IVI	Abundancia	Área basal	Biomasa aérea
Nivel de estrés	9.079	11.255	10.022	9.707
p- valor	0.0040	0.0040	0.0040	0.0040
Solución	2D	2D	2D	2D

En todos los casos la solución recomendada fue la de dos dimensiones, y el estrés final del ordenamiento para esta configuración fue siempre menor a 20 lo que indica un ajuste relativamente bueno entre la configuración del gráfico y la matriz de Bray-Curtis y fue significativamente diferente al azar (250 corridas, $p < 0.05$).

Con este método se busca identificar una o más trayectorias sucesionales determinadas por la dinámica de los bosques analizados, agregando los respectivos vectores representados por flechas, para identificar cambios en la composición de especies en los sitios de muestreo y tendencias sucesionales en general, lo cual fue válido para las parcelas permanentes de muestreo de bosques secundarios que contaban con la información de todos los años entre 1991 y 2011.

En el caso de las parcelas de ligustros, que solo contaron con una única medición en unidades de diferentes edades (15, 25, 40 y 60 años), se supuso que las distintas edades de los bosques eran representativas de una trayectoria temporal.

3.5. Comparación de tasas de cambio en la similitud de los bosques secundarios con el bosque maduro

Para evaluar la hipótesis planteada de que “*Los bosques dominados por especies exóticas tienen tasas de cambio florístico distintas hacia el bosque maduro que los dominados por especies nativas, a nivel de parcela, dependiendo de su nivel de*

tolerancia a la sombra. En el caso de la exótica intolerante a la sombra (M. alba), las tasas de cambio en los índices de similitud respecto al bosque maduro considerando abundancia, área basal y biomasa aérea serían comparativamente lentas; mientras que en la especie tolerante a la sombra (L. lucidum), los cambios en estas variables se verían acelerados”, se procedió estimando las tasas de cambio de los índices de similitud con el bosque maduro a lo largo del tiempo, y comparando entre las distintas unidades de muestreo.

3.5.1. Índices de similitud

A partir de los valores promedio de los parámetros de área basal y biomasa aérea obtenidos por año y por parcela permanente de bosque secundario, se estimaron los índices de similitud respecto a los mismos parámetros medidos en el bosque maduro de referencia en el 2011. Respecto a este último, se obtuvo un único valor sintético del promedio de cada variable estimado en las parcelas Ladera N+50 y Ladera S+50, que corresponden a los dos bosques maduros, el cual fue utilizado como referente para hallar las diferencias o índices de similitud con las restantes parcelas permanentes de bosque secundario. La razón de este procedimiento fue poder considerar las diferentes condiciones ambientales que presentan los bosques maduros analizados.

En cuanto a la variable abundancia y para estimar los índices de similitud en relación a la composición florística respecto al bosque maduro, se utilizó el índice de Sørensen (Bray Curtis) descrito en la sección 3.3.2 –Riqueza y diversidad de especies-, el cual permite identificar que tan similares/disímiles son dos comunidades o muestras, en este caso a partir de datos de abundancia de cada especie (similitud cuantitativa).

En relación al grupo de parcelas de cronosecuencia dominadas por ligustro, y como medida conservadora, se procedió de manera diferencial para obtener los índices de similitud y el cambio anual de los mismos, considerando que en sentido estricto la *cronosecuencia* consiste en la sustitución del tiempo por el espacio (Omacini *et al.*, 2005) y por tanto se plantea como supuesto para hacer comparable los resultados con el grupo de parcelas permanentes de bosque secundario. El procedimiento fue:

- i) Estimar valores promedio de cada variable entre las parcelas intermedias que corresponden a Ligustro 25 y Ligustro 40 años,
- ii) Asumir que estos valores intermedios corresponden teóricamente a una unidad de 32 años de edad, que es la edad promedio entre Ligustro 25 y 40 años,
- iii) Estimar las diferencias entre estos valores promedio y los de las parcelas con edades extremas es decir, Ligustro 15 y Ligustro 60 años,
- iv) Dividir estas diferencias entre el número de años que corresponden a cada caso, es decir 17 años en relación a Ligustro 15 años, y 28 años en relación a Ligustro 60 años ($32 - 15 \text{ años} = 17$; $60 - 32 \text{ años} = 28$) para expresar como cambios anuales.

3.5.2. Tasas anuales de cambio en índices de similitud

A partir de las diferencias en los índices de similitud en abundancia, área basal y biomasa aérea obtenidos por año y por parcela permanente de bosque secundario, se estimaron las tasas de cambio (expresadas en porcentaje) que ocurren en los periodos de medición consecutivos -cada 5 años- (año A y año B) realizados entre 1991 y 2011, a partir de la relación entre la diferencia de los valores de cada variable y el índice de similitud calculado para el año base considerado, a partir del cual se establece la tasa de cambio para el siguiente periodo. La ecuación utilizada fue:

$$\text{Tasa de cambio} = \frac{(\text{Diferencia en índices de similitud entre el año A y año B} * 100)}{\text{Índice similitud del año A}}$$

Para expresar en tasas anuales, este resultado se dividió en 5 que corresponde al número de años transcurridos entre mediciones de las parcelas permanentes de bosque secundario. En el caso de la cronosecuencia de ligustros, el resultado se dividió entre 17 y 28 años (ver ítem iv de la sección 3.5.1. -Índices de similitud-). Finalmente se compararon las tasas estimadas tanto en las parcelas permanentes de bosque secundario, como en la cronosecuencia de ligustro.

3.5.3. Comparación de tasas de cambio

Esta comparación se realizó entre parcelas permanentes de bosque secundario y entre éstas y las de la cronosecuencia de ligustro, considerando las edades de cada unidad de muestreo en cada medición.

Los pares de parcelas comparadas se presentan en el Cuadro 3:

Cuadro 3. Edades asignadas a las parcelas para la comparación de tasas de cambio en índices de similitud con el bosque maduro

PARCELA A	Edad Parcela A (años)	PARCELA B	Edad Parcela B (años)
Ligustro 15	15	Guarán 12 - 1991	11
		Guarán 12 - 1996	16
Ligustro 25	25	Guarán 12 - 2001	21
		Guarán 12 - 2006	26
		Guarán 12 - 2011	31
		Mora 25 - 1991	20
		Mora 25 - 1996	25
		Mora 25 - 2001	30
		Mora 25 - 2006	35
Ligustro 40	40	Mora 25 - 2011	40
		Cedro+Nogal 50 1991	45
		Cedro+Nogal 50 1996	50
		Cebil 50 - 1991	45
		Cebil 50 - 1996	50
		Cedro+Nogal 50	55
Ligustro 60	60	Cedro+Nogal 50	55

		2001	
		Cedro+Nogal 50	60
		2006	
		Cedro+Nogal 50	65
		2011	
		Cebil 50 - 2001	55
		Cebil 50 - 2006	60
		Cebil 50 - 2011	65
Guarán 12 - 2001	21	Mora 25 - 1991	20
Guarán 12 - 2006	26	Mora 25 - 1996	25
Guarán 12 - 2011	31	Mora 25 - 2001	30
		Mora 25 - 2006	35
Cedro+Nogal 50		Mora 25 - 2011	40
1991	45	Cebil 50 - 1991	45
Cebil 50 - 1991	45	Mora 25 - 2011	40
Cedro+Nogal 50		Cebil 50 - 1996	50
1996	50		
Cedro+Nogal 50		Cebil 50 - 2001	55
2001	55		
Cedro+Nogal 50		Cebil 50 - 2006	60
2006	60		
Cedro+Nogal 50		Cebil 50 - 2011	65
2011	65		

3.6. Evaluación del efecto del área basal de las especies exóticas invasoras sobre las tasas de cambio sucesionales

Para evaluar la hipótesis planteada de que “*La tasa de cambio florístico hacia la composición del bosque maduro se correlacionaría negativamente con el área basal de L. lucidum y M. alba*”, y evaluar a escala local el efecto de esta variable en las tasas sucesionales, se procedió de la siguiente manera:

- Estimación de índices de similitud de Sørensen entre los bosques de las parcelas permanentes y de la cronosecuencia, con los bosques maduros.
- Análisis de correlación entre índices de similitud y área basal de *L. lucidum* y *M. alba* por subparcela

3.6.1. Índices de similitud a nivel de subparcela

Inicialmente se generaron matrices primarias con la información de abundancia de 42 especies para cada una de las subparcelas permanentes en los años 1991 y 2011, y de las de la cronosecuencia de ligustros. Además se utilizaron las abundancias promedio de las mismas 42 especies en seis subparcelas no contiguas de los bosques maduros (Ladera N+50 y Ladera S+50), con el propósito de reducir el efecto de autocorrelación espacial entre parcelas, definida como el fenómeno por el cual la similitud locacional (observaciones próximas espacialmente) se une con la similitud de valores (Martori, 2008)⁷. Este procedimiento se realizó de esta manera para disminuir la cantidad de datos

⁷ Valores altos o bajos de una variable aleatoria tienden a agruparse en el espacio (autocorrelación espacial positiva), o bien se sitúan en localizaciones rodeadas de unidades vecinas con valores disímiles (autocorrelación espacial negativa).

a analizar (idealmente serían 25 x 25 datos=625) por periodo, y eligiendo al azar los cuadrantes internos y no contiguos del bosque maduro.

Con el programa PC-ORD 5.0, se generaron matrices de distancia utilizando el índice de Sørensen (Bray Curtis).

Luego se estimaron las diferencias en los índices de similitud respecto a las seis subparcelas del bosque de referencia entre los años extremos analizados, y éstas se promediaron para obtener un único valor de similitud por cada subparcela de la cronosecuencia de ligustro y de las parcelas permanentes de bosque secundario.

Finalmente se sintetizaron los valores de área basal de *L. lucidum* y *M. alba* por subparcela, registrados en el año de medición del 2011 en todas las parcelas permanentes, y los datos del año 2009 registrados en la cronosecuencia de ligustro.

3.6.2. Correlación entre índice de similitud y área basal de especies exóticas

Con este conjunto de datos, índices de similitud y áreas basales de las dos especies exóticas por subparcela, se hizo un análisis de correlación considerando tres escenarios entre variable dependiente (diferencia en índices de similitud) y variables independientes i) Área basal de *L. lucidum*, ii) Área basal de *M. alba* y iii) combinación de áreas basales de ambas especies.

Luego se graficaron las relaciones encontradas en estas variables, utilizando el programa PAST 3.01 (Hammer *et al.*, 2001). Dado que no hubo homogeneidad de varianzas al relacionar estas variables, se realizaron análisis de regresión por cuantiles (0.25, 0.50 y 0.75) que es un método útil cuando hay sospechas de cambio en la estructura en la muestra y variabilidad de los parámetros, convirtiéndola en una excelente aproximación que permite un conocimiento de la distribución condicional cuando ésta varía para diferentes niveles o valores de x, en este caso la dominancia de las especies exóticas (Otero & Sánchez, 2012). Para realizar estos análisis se empleó el programa Stata/SE 12.0.

CAPÍTULO 4. RESULTADOS

4.1. Patrones estructurales y efecto de la dominancia de las exóticas invasoras en la diversidad

4.1.1. Composición florística y patrones estructurales

A lo largo de las mediciones realizadas entre 1991 y 2011 en las parcelas permanentes de bosque secundario y en la cronosecuencia de ligustro de 2009, se registraron en total 44 especies arbóreas pertenecientes a 40 géneros y 26 familias. Las familias con mayor número de especies fueron Fabaceae y Myrtaceae, cada una representada por cuatro especies, Bignoniaceae y Urticaceae por tres especies, ocho familias por dos especies y catorce familias representadas por una sola especie (el 54% del total).

A continuación se presenta el consolidado de familias, géneros y especies registrados por año y por parcela (Cuadro 4 y Cuadro 5).

Cuadro 4. Número de familias, géneros, especies e individuos registrados en las parcelas permanentes de bosque secundario

Parc.	Guarán 12				Mora 25				Cebil 50			
	Famil	Géner	Espec	Indiv.	Famil	Géner	Espec	Indiv.	Famil	Géner	Espec	Indiv.
Año												
1991	14	16	17	586	16	20	20	425	17	22	25	360
1996	18	21	22	625	18	23	23	394	19	23	25	402
2001	18	22	23	579	18	22	22	358	18	22	24	422
2006	19	25	26	592	18	23	22	315	19	24	26	449
2011	18	22	23	484	18	22	22	301	19	24	26	448

Parc.	Cedro + Nogal 50				Ladera N+50				Ladera S+50			
	Famil	Géner	Espec	Indiv.	Famil	Géner	Espec	Indiv.	Famil	Géner	Espec	Indiv.
Año												
1991	16	19	20	340	16	19	22	262	19	23	26	328
1996	18	21	22	320	16	20	23	287	19	23	26	326
2001	18	21	21	310	17	20	23	317	19	23	26	326
2006	18	20	20	301	18	22	25	339	19	23	26	307
2011	18	20	20	302	18	24	26	378	18	24	25	295

De las 44 especies identificadas, nueve de éstas son exóticas invasoras, aunque solo dos de ellas son abundantes (*L. lucidum* y *M. alba*), dos son localmente abundantes (*Ligustrum sinensis* y *Psidium guajava*) y otras tienen el potencial de aumentar su abundancia como *Eriobotrya japonica* y *Citrus aurantium* (Grau & Aragón, 2000), aunque estas dos últimas han sido registradas en cinco de las diez parcelas evaluadas y representadas por un solo individuo. Las otras especies exóticas encontradas en estas parcelas han sido *Morus nigra*, *Persea americana* y *Prunus persica*.

Cuadro 5. Número de familias, géneros, especies e individuos registrados en las parcelas de la cronosecuencia de ligustros

Parc. Categoría	Ligustro 15	Ligustro 25	Ligustro 40	Ligustro 60
Familias	7	13	13	10
Géneros	7	17	15	14
Especies	8	17	15	14
Individuos	527	487	262	177

Aproximadamente la mitad de las especies encontradas en las parcelas (48%), se distribuyen en las Selvas Pedemontana y Montana (Morales *et al.*, 1995).

4.1.2. Estructural horizontal

Parcelas permanentes

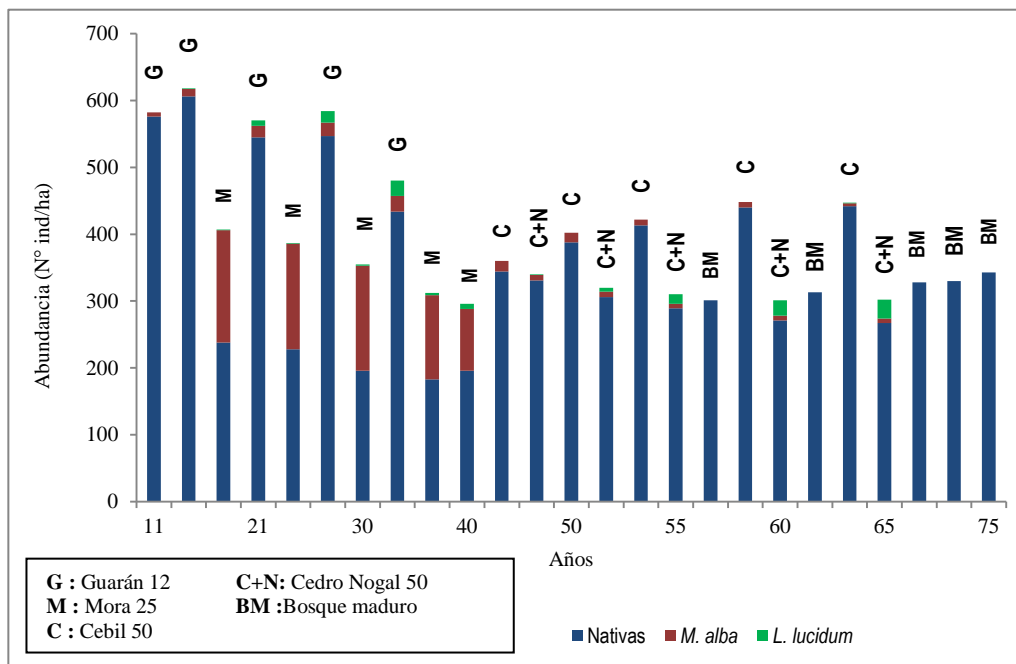
Abundancia

El número de individuos total registrado en las parcelas permanentes de bosque secundario y bosque maduro, osciló entre 2.301 y 2.208 entre el primer y último año de medición, siendo el año 1996 cuando mayor número de árboles ≥ 10 cm de DAP se registraron (2.354).

En el eje horizontal de la Figura 3 se considera un periodo de más de 60 años (ver Materiales y Métodos, sección 3.3.1.) y el eje vertical presenta los valores de abundancia de las especies nativas, de *M. alba* y *L. lucidum*. Las abundancias del bosque maduro (BM) corresponden al promedio de las parcelas Ladera N+50 y Ladera S+50.

Existe una variación diferenciada en el número de individuos de especies nativas entre unidades de muestreo, teniendo que en aquellas como Cebil 50 y Bosque Maduro ocurre un incremento mientras que en las demás, especialmente Guarán 12 y Mora 25 hay disminución respecto a la abundancia registrada en su primera medición, así como también Cedro+Nogal 50 pero en menor proporción.

Figura 3. Número de individuos (abundancia) por hectárea de especies nativas y exóticas invasoras, en las parcelas permanentes de bosque secundario



Haciendo referencia a las especies de mayor interés, *L. lucidum* y *M. alba*, se encuentra que la primera tiene distinta dinámica en las parcelas permanentes de bosque secundario, presentándose casos diferentes como el mayor aumento de su población (de ≥ 10 cm de DAP) en la parcela Guarán 12 que pasa de 0 a 23 individuos, o a 28 individuos en la parcela Cedro+Nogal 50, así como un aumento menor en la parcela Mora 25 donde pasa de tener 1 a 8 individuos (Figura 3); en otros casos no se registra ningún individuo durante todo el periodo analizado (parcelas del Bosque Maduro), o tan solo 1 individuo en el último año (parcela Cebil 50).

M. alba presenta la mayor estabilidad de su población en la parcela Cedro+Nogal 50 con tan solo un individuo de diferencia entre los registros de 1991 y 2011 (45 y 65 años de recuperación, respectivamente), mientras que en la parcela Mora 25 hay la mayor cantidad de individuos y variación interanual, pasando de tener 168 en 1991 a 92 individuos en 2011 (39,53% a 30,56% de abundancia relativa); en la parcela Cebil 50 también disminuye la población aunque en menor proporción, pasando de tener registrados 16 a 4 individuos (Figura 3).

Frecuencia

La situación de las dos especies exóticas de interés en estas parcelas permanentes fue diferente: *L. lucidum* experimentó un considerable aumento en su frecuencia, principalmente en las parcelas Guarán 12 y Cedro+Nogal 50 pasando en el primer caso del 0% al 67% y en el segundo, del 4% al 52% de frecuencia absoluta (ocupando en 2011, 16 y 13 subparcelas, respectivamente). Mientras tanto *M. alba* disminuyó significativamente su frecuencia, excepto en la parcela Guarán 12 donde paso de 25% a 67% en frecuencia absoluta, pero en términos relativos sin mayor variación (6,81% a 7,28%).

Dominancia o área basal

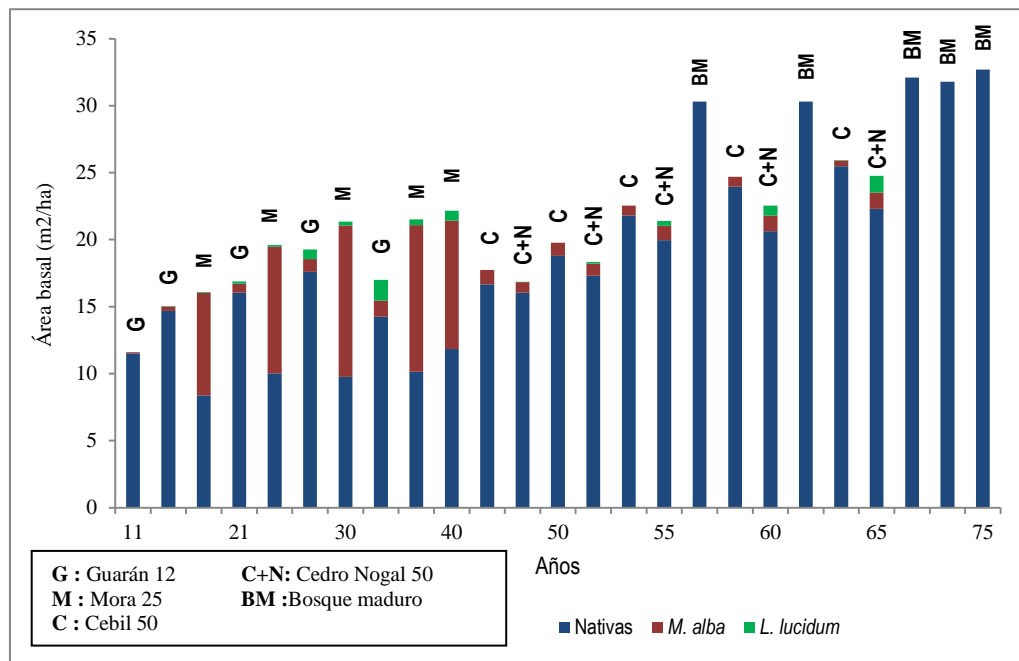
El valor promedio de área basal estimado en este grupo de parcelas correspondió a 23,5 m²/ha-, incluyendo las unidades de bosque maduro. Las especies que presentaron un valor de área basal superior a 10 m²/ha en 2011, fueron *O. porphyria* (16,78 m²/ha) y *Parapiptadenia excelsa* (12,86 m²/ha), siendo la primera de ellas también la más dominante en la primera medición de 1991 (13,97 m²/ha).

Para este parámetro se realizaron extrapolaciones en las parcelas que tuvieron un número menor a 25 cuadrantes -Guarín 12, Ladera N+50- a partir de los valores promedio estimados por subparcela o cuadrante (Cuadro 6).

Cuadro 6. Área basal (m²) por parcela y por hectárea en parcelas permanentes

Año	Guarín 12	Mora 25	Cebil 50	Ced+nog 50	Ladera N+50	Ladera S+50
1991	11.71	16.40	17.74	16.85	26.11	34.43
1996	15.22	19.88	19.78	18.34	25.80	34.82
2001	17.14	21.79	22.54	21.40	27.76	36.39
2006	19.56	22.01	24.69	22.55	27.79	35.73
2011	17.27	22.81	25.93	24.76	29.60	35.89

Figura 4. Área basal (m²) por hectárea de especies nativas y exóticas invasoras, en las parcelas permanentes de bosque secundario



L. lucidum aumenta su área basal en las parcelas donde es más dominante, es decir Guarín 12 (alcanzando 1,554 m²/ha en 2011) y Cedro+Nogal 50, y pese a que no presenta un número de individuos muy alto en la parcela Mora 25 (8 individuos en 2011) sí alcanza un valor de área basal en 2011 similar al del registro de 2006 en las parcelas Guarín 12 y Cedro+Nogal 50 (0,740 m²/ha). En el caso de *M. alba* se encuentra que Mora 25 es la parcela donde la especie es más dominante, presentando

una tendencia al aumento con un valor máximo de 11,3 m²/ha a los 30 años de recuperación (Figura 4) pero que comienza a disminuir en las fechas posteriores.

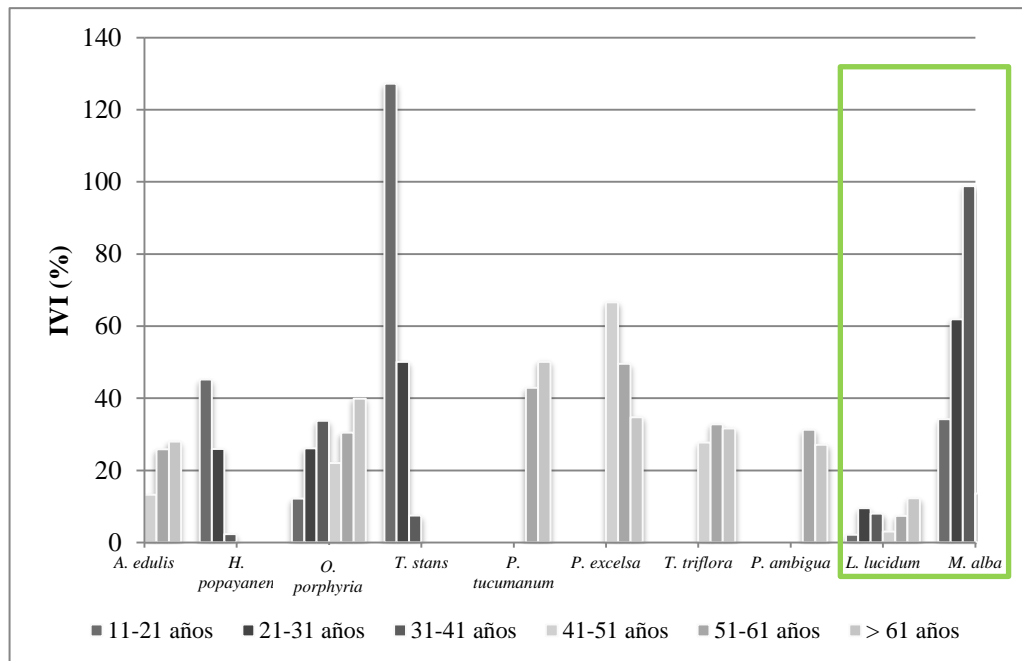
Índice de valor de importancia

Considerando los cinco mayores valores de IVI en cada una de las parcelas permanentes, y a partir del promedio por especie estimado en cada periodo de la sucesión desde los 11 y hasta 75 años de tiempo de recuperación, se identificaron las ocho especies más importantes en este grupo de parcelas: *Allophylus edulis*, *Heliocarpus popayanensis*, *O. porphyria*, *Tecoma stans*, *Piper tucumanum*, *Parapiptadenia excelsa*, *Terminalia triflora* y *Pisonia ambigua* (Figura 5).

De las especies exóticas en cuestión (recuadro verde en Figura 5), *M. alba* es una de las que presenta mayores valores de IVI en el periodo inicial de la sucesión (p.e hasta el rango 31-41 años), y por el contrario *L. lucidum* es una de las que presenta menores IVI en todo el análisis, no obstante hay que considerar que este valor se ha ido incrementando a lo largo de la sucesión pasando de 2,1% en los primeros años a 12,3% en las parcelas más antiguas (>61 años) donde está presente y que *M. alba* con el paso del tiempo disminuye su IVI en estas unidades muestrales.

En relación a las demás especies, es posible identificar que algunas tuvieron IVI altos solo en las primeras etapas de las sucesiones (como *T. stans* y *H. popayanensis*) y otras por el contrario, tuvieron valores relativamente altos en las etapas más avanzadas de las mismas (como *P. tucumanum*, *P. excelsa*, *T. triflora* y *P. ambigua*).

Figura 5. Índice de Valor de Importancia de las principales especies nativas y de las exóticas invasoras *L. lucidum* y *M. alba*, en las parcelas permanentes



Un caso particular se presenta con *O. porphyria* ya que es prácticamente la única con valores importantes de IVI en todo el periodo, e incluso incrementa su valor con el paso del tiempo.

Parcelas de la cronosecuencia

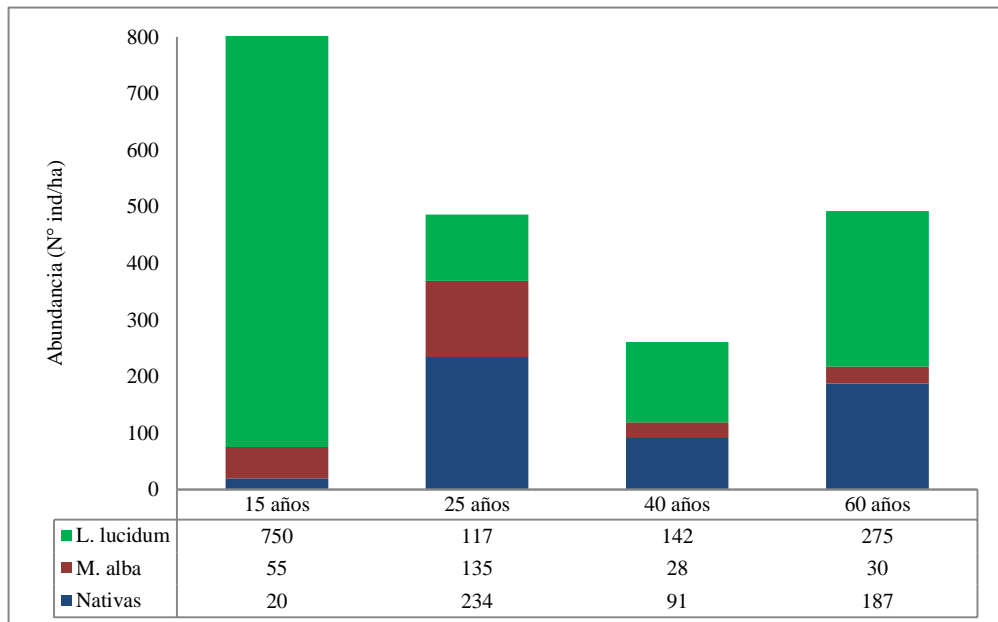
Abundancia

La especie más abundante en tres de las cuatro parcelas fue *L. lucidum*, cuya mayor representación se da en la parcela Ligustro 15 años y la de 60 años (con 275 individuos extrapolados a una hectárea), seguidas de Ligustro 40 (Figura 6).

Se observa una tendencia a la disminución en el número de individuos de *M. alba* por unidad de muestreo a medida que aumenta la edad o tiempo de recuperación, y si bien disminuye el número de individuos de *L. lucidum* se observa cierta tendencia a incrementar de nuevo en la parcela de mayor tiempo de recuperación.

La situación de las especies nativas en este caso es muy variable, encontrándose el mayor número de individuos en la parcela de 25 años, seguida de la de 60 años, y la menor representación de nativas ocurre en la de 15 años donde es más abundante *L. lucidum*. En consecuencia el mayor valor de abundancia relativa de esta especie se alcanza en la parcela de 15 años con 90,89%, seguida de un 55,93% en la de 60 años y 54,20% en la de 40 años.

Figura 6. Número de individuos (abundancia) por hectárea de especies nativas y exóticas invasoras, en las parcelas de la cronosecuencia de ligustro



Por su parte, la parcela de 25 años registra casi equitativamente el mismo número de individuos de *M. alba* y *L. lucidum*, siendo la primera de ellas la más abundante con 135 individuos y una abundancia relativa de 27,72%. Algunas de las especies presentes en todas las parcelas de la cronosecuencia de ligustro, pero con

diferentes abundancias relativas fueron *Cupania vernalis*, *O. porphyria*, *M. alba*, *Rapanea laetevirens* y *L. lucidum*.

Frecuencia

En estas parcelas es por supuesto *L. lucidum* la especie más frecuente, excepto en Ligustro 25 donde lo es *M. alba*. En la parcela más joven, tiene una frecuencia relativa de 40% y absoluta de 100%, seguida de *M. alba* con 33% y 81%, respectivamente. En las demás parcelas aparece *O. porphyria* ocupando el segundo (Ligustro 40 y 60) o tercer lugar (Ligustro 25) en frecuencia absoluta y relativa, incrementado su presencia con el paso del tiempo, evidenciando el estado de avance de la sucesión en la cronosecuencia, por cuanto esta especie es característica del bosque maduro y en muchos casos dominante del dosel.

Dominancia o área basal

El valor promedio de área basal por hectárea alcanzado en las parcelas de la cronosecuencia fue de 31,47 m²/ha, superior al promedio obtenido en las parcelas permanentes (23,5 m²/ha). En la parcela Ligustro 60 se estimó el mayor valor para esta variable (Cuadro 7).

Para este parámetro se realizaron extrapolaciones en las parcelas que tuvieron un número menor a 25 cuadrantes –Ligustro15 y Ligustro 60- a partir de los valores promedio estimados por subparcela o cuadrante.

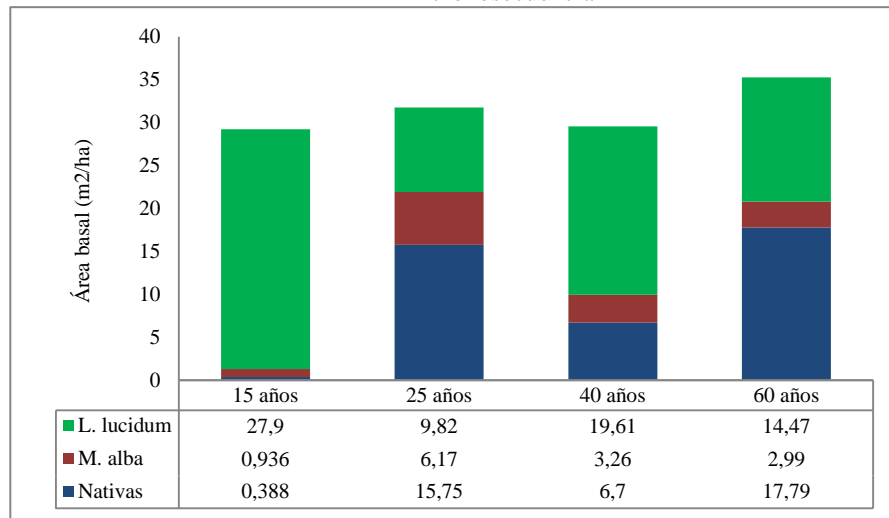
Cuadro 7. Área basal (m²) por parcela y por hectárea en parcelas de la cronosecuencia

Año	Ligustro 15	Ligustro 25	Ligustro 40	Ligustro 60
2009	29.22	31.81	29.59	35.25

Al comparar lo que sucede en términos de área basal diferenciando especies nativas y exóticas invasoras, se observa en la Figura 7 una tendencia similar a las parcelas permanentes por la variabilidad del área basal de las especies nativas, y también por el hecho de que *M. alba* alcance el valor máximo en los 25 años de la sucesión, en este caso con 6,17 m²/ha en Ligustro 25.

No obstante, los valores de área basal de las especies nativas en los bosques maduros son muy superiores en el grupo de parcelas permanentes con 31,44 m²/ha frente a 17,79 m²/ha en Ligustro 60, sin embargo es de resaltar la situación de las nativas en Ligustro 25 ya que superan el valor frente a las exóticas invasoras. En el caso de *L. lucidum* su área basal es muy variable entre periodos, alcanzando el mayor valor en la parcela Ligustro 15 seguida de Ligustro 40, por lo que no es posible definir una clara tendencia de su dinámica.

Figura 7. Área basal (m^2) por hectárea de especies nativas y exóticas invasoras, en las parcelas de la cronosecuencia

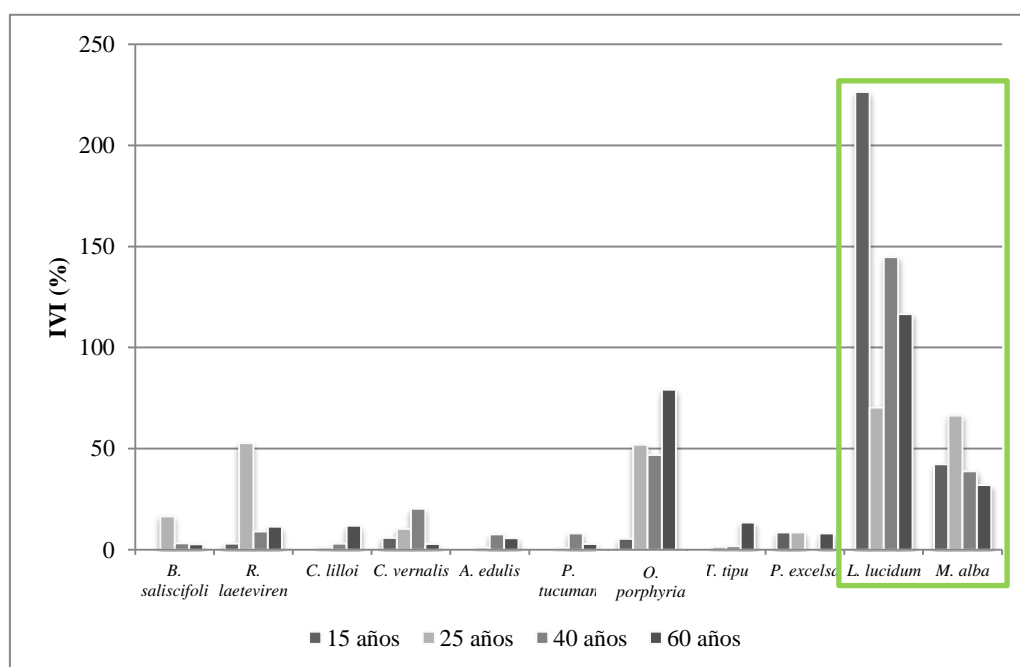


Índice de valor de importancia

Los valores de IVI más altos obtenidos en las parcelas de Ligustro corresponden a la especie *L. lucidum* alcanzando el mayor valor en la parcela de 15 años, seguida de la de 40 y 60 años con un promedio de 163% entre los tres sitios, y en la que menos en Ligustro 25 años con 70% (Figura 8). *M. alba* presentó IVI superior a 50% solo en la parcela de 25 años, pero en las demás el promedio fue de 38%.

Es importante destacar nuevamente la importancia de una especie como *O. porphyria* ya que mantiene e incrementa sus valores de IVI, pese a la fuerte dominancia de la exótica más relevante.

Figura 8. Índice de Valor de Importancia de las principales especies nativas y de las exóticas invasoras *L. lucidum* y *M. alba*, en las parcelas de la cronosecuencia



Otras especies con IVI considerables fueron *P. porphyria*, *Rapanea laetevirens*, *Parapiptadenia excelsa*, *C. angustifolia*, *Tipuana tipu*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Cupania vernalis*, *Alophyllus edulis*, *Piper tucumanum* pero todas con valores menores a 25%, excepto las dos primeras mencionadas.

4.1.3. Riqueza y diversidad de especies

En esta sección se presentan los resultados de la estimación de riqueza obtenida a través de curvas de acumulación de especies y el método de rarefacción, así como también de los índices de diversidad alfa, beta y gamma en las parcelas permanentes y la cronosecuencia calculados para los años 1991 y 2011, en dos escalas de análisis: subparcelas y parcelas completas.

Curvas de acumulación de especies y rarefacción

Considerando el estimador Chao 1 para proyectar la riqueza de especies esperada de acuerdo a la observada, se obtuvo que en promedio en las parcelas permanentes de bosque secundario ésta fue de 26 y 29 especies en 1991 y 2011 respectivamente (Cuadro 8), con una diferencia muy marcada respecto a la cronosecuencia donde la riqueza esperada no superó las 16 especies (Cuadro 9).

Cuadro 8. Número de especies observadas y esperadas en las parcelas permanentes de bosque secundario

Parcela	N° especies observadas		N° especies esperadas				Eficiencia en el muestreo (respecto a Chao 1)	
			Chao 1		ACE			
	1991	2011	1991	2011	1991	2011	1991	2011
Guarán 12	17	23	19	25	19	26	89%	92%
Mora 25	20	22	23	25	26	25	87%	88%
Cebil 50	21	26	24	30	32	31	88%	87%
Cedro+Nogal 50	19	20	25	23	22	21	76%	87%
Ladera N+50	21	26	29	34	30	30	72%	76%
Ladera S+50	25	25	27	37	28	35	93%	68%

Cuadro 9. Número de especies observadas y esperadas en las parcelas de la cronosecuencia

Parcela	N° especies observadas	N° especies esperadas		Eficiencia en el muestreo (respecto a Chao 1)
		Chao 1	ACE	
Ligustro 15 años	8	8	9	100%
Ligustro 25 años	17	20	23	85%
Ligustro 40 años	15	17	19	88%
Ligustro 60 años	14	17	18	82%

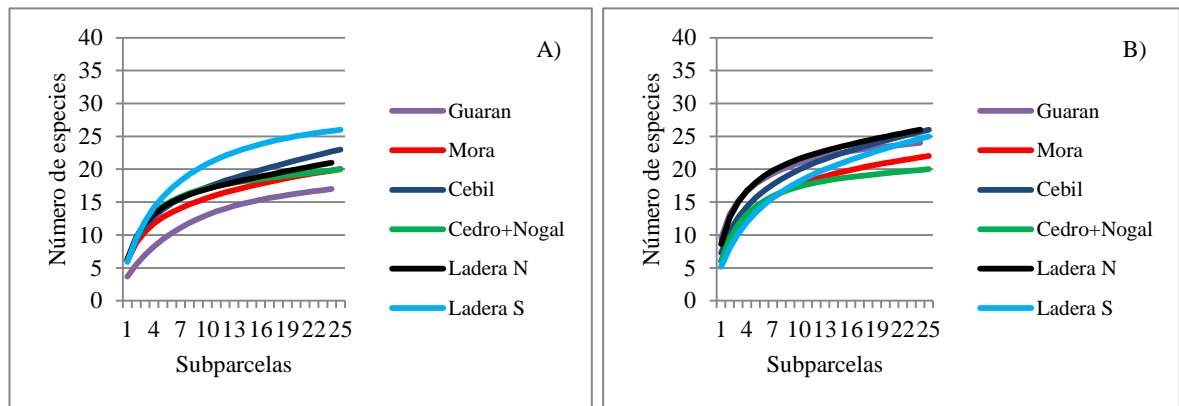
La mayoría de los casos mejoraron la eficiencia en el muestreo superando en 2011 el 80% tanto en las parcelas permanentes de bosque secundario (Cuadro 8) como en las de ligustro, pese a la diferencia de tamaño de muestreo en estas últimas (Cuadro 9); sin embargo un caso inverso muy destacable, es el de parcela Ladera S+50 donde la eficiencia bajó del 93% al 68%, debido a que entre 1991 y 2011 el número de especies estimadas aumentó en 10, mientras que el de las observadas se mantuvo igual.

En general los estimadores evaluados estuvieron siempre por encima de los valores de riqueza observada en todas las parcelas, y las curvas de riqueza acumulada

no tuvieron una tendencia asintótica tan clara, excepto en la parcela Cedro+Nogal 50 (Anexo 2).

Unificando las curvas de acumulación de las parcelas permanentes se observa en general en la Figura 9 una mayor similitud en la forma de las curvas y menor variabilidad en el número máximo de especies observadas en el año 2011, así como también el aumento significativo de riqueza de especies en parcelas como Ladera N+50, Cebil 50 y Guarán 12 respecto a las demás.

Figura 9. Curvas de acumulación de especies en 1991 (A) y 2011 (B), en parcelas permanentes de bosque secundario



Respecto a la rarefacción, se obtuvieron curvas suavizadas de acumulación de especies para comparar la riqueza entre las parcelas permanentes de bosque secundario y las de la cronosecuencia, en el punto de la curva correspondiente al número de muestras del sitio con menor intensidad de muestreo, en nuestro caso la parcela Ligustro 60 años (9 subparcelas).

Considerando las diferencias en los tiempos de recuperación de las distintas parcelas, se realizó el análisis de las curvas de rarefacción entre pares de unidades de muestreo que fueran comparables. En el Cuadro 10 se presentan los resultados de la comparación de pares de parcelas, en términos de la existencia o no de diferencias significativas entre ellas, en cuanto a su riqueza de especies.

Posteriormente se compararon en conjunto las curvas de rarefacción de todas las parcelas permanentes de bosque secundario obtenidas para el año 2011, con cada una de las de la cronosecuencia.

En el Anexo 3 se presentan las curvas de rarefacción con intervalos de confianza al 95% para las parcelas de la cronosecuencia y solo las de la parcela de Cedro+Nogal 50, como referente, con las que se concluye que Ligustro 15 y 40 presentan diferencias estadísticamente significativas con todas las parcelas permanentes (no hay superposición de los intervalos de confianza al 95%) y las parcelas Ligustro 25 y 60 años, no presentan diferencias en la riqueza de especies con las parcelas Mora 25, Cedro+Nogal 50 y Ladera S+50, no obstante sí las presentan con Guarán 12 y Cebil 50 (y también con Ladera N+50 pero solo en 2011).

Cuadro 10. Comparación de riqueza de especies entre parcelas permanentes y cronosecuencia, con tiempos de recuperación similares

PARCELA A	N° especies esperadas*	PARCELA B	N° especies esperadas*		Diferencia estadística**	
			1991	2011	1991	2011
Ligustro 15	6.6	Guarán 12	12.4		Si	
Ligustro 25	12.4	Guarán 12		20.5		Si
		Mora 25	15.3		No	
		Cedro+Nogal 50	17		Si	
Ligustro 40	10.9	Cebil 50	17.2		Si	
		Mora 25		17.1		Si
		Cedro+Nogal 50		17.2		No
Ligustro 60	14	Cebil 50		20.1		Si
		Ladera N+50	16.6	21.2	No	Si
		Ladera S+50	20.8	17.6	Si	No

*En 9 subparcelas

**Según superposición o no de intervalos de confianza al 95%

Diversidad Alfa

Nivel subparcelas

El índice de Shannon alcanzó los valores más altos (H media) en las parcelas Ladera N+50 y Guarán 12 en el año 2011, y también en la primera de ellas en 1991 (Cuadro 11, valores en negrita). La parcela Guarán 12 pasó de tener el índice de Shannon más bajo en 1991 al primero alto en 2011 (7,622).

Cuadro 11. Índice de diversidad Shannon en subparcelas permanentes

Parcela	N°	N°	1991		2011	
	promedio individuos / especies por subparcela	promedio individuos / especies por subparcela	Shannon			
			H Media	e ^H Media	H Media	e ^H Media
Guarán 12	24 / 4	20 / 10	0,565	1,874	2,005	7,622
Mora 25	17 / 6	12 / 6	1,465	4,542	1,567	5,024
Cebil 50	14 / 6	18 / 7	1,337	4,064	1,738	5,876
Ced+Nog 50	14 / 6	11 / 6	1,531	4,870	1,524	4,985
Ladera N+50	11 / 6	16 / 9	1,670	5,557	1,926	7,303
Ladera S+50	13 / 6	11 / 5	1,063	3,113	1,281	3,882

Es conveniente mencionar que considerando el antilogaritmo del índice (e^H), cuanto mayor sea la diferencia entre e^H y S , el total de especies, menos diversa será la comunidad, dado que éste cuantifica el número de especies igualmente abundantes, suficiente para producir el mismo grado de incertidumbre, o sea el mismo valor de H' . Visto de esta manera, las parcelas más diversas en 1991 serían Ladera N+50 y Cedro+Nogal 50 (menores diferencias entre S y e^H) y en 2011 lo serían Mora 25 y nuevamente Cedro+Nogal 50.

Cuadro 12. Índice de diversidad Shannon en subparcelas de la cronosecuencia

Parcela	N° promedio individuos / especies por subparcela	2009	
		Shannon	
		H Media	e ^H Media
Ligus 15	33 / 3	0,324	1,438
Ligus 25	19 / 5	1,318	3,931
Ligus 40	10 / 4	1,000	3,102
Ligus 60	18 / 5	1,158	3,299

En el caso de la cronosecuencia (Cuadro 12), el valor directo más alto del índice Shannon se alcanza en la parcela Ligustro 25, sin embargo en relación al antilogaritmo (e^H) la menor diferencia con las especies registradas se obtiene en la parcela Ligustro 40, seguida de Ligustro 25. En consecuencia es en estas dos unidades donde existiría la mayor diversidad alfa a nivel de subparcelas de la cronosecuencia.

Luego al verificar si existían diferencias significativas entre el índice de diversidad obtenido a nivel de subparcela, se encontró que efectivamente éstas existían entre por lo menos un par de muestras analizadas (Cuadro 13).

Cuadro 13. Resultados prueba Kruskal-Wallis para comparación de índices de diversidad

	Shannon 1991	Shannon 2011
Chi-cuadrado	110.364	122.637
Grados de libertad	9	9
Sig. Asintót.	0.000*	0.000*
Sig. Monte Carlo	0.000*	0.000*

*Significativo al 95%

Ahora bien, con la prueba de rango post-hoc Dunn's se determinó cuáles eran los valores medios del índice que diferían, y particularmente lo que sucedía respecto a las unidades de referencia de Ladera N+50 y Ladera S+50 (Cuadro 14 y Cuadro 15)

En general lo que se encuentra es que las mayores diferencias significativas ($p < 0.05$) entre parcelas permanentes, se dan entre la parcela Guarán 12 con casi todas las demás unidades de este grupo, principalmente con Cedro+Nogal 50. Y en relación a las parcelas de la cronosecuencia, las mayores diferencias se encuentran siempre con la parcela Ligustro 15; vale la pena destacar el caso de Ligustro 25 con quien varias de las unidades permanentes no presentan diferencias significativas en ninguno de los dos periodos (p.e con Cedro+Nogal 50, Cebil 50, Mora 25 y Ladera S+50).

Cuadro 14. Resultados de la prueba Dunn's en subparcelas permanentes de bosque secundario y cronosecuencia de ligustros

Parcela	Índice de Shannon	
	1991	2011
Mora 25	106,21*	61,55 _{ns}
Guarán 12	Cebil 50 88,23*	37,71 _{ns}
	C+N 50 115,35*	63,61*
	Lad N+50 132,65*	11,73 _{ns}

	Lad S+50	51,87 _{ns}	96,81*
	Lig 15	19,40 _{ns}	169,85*
	Lig 25	84,95*	96,21*
	Lig 40	47,31 _{ns}	122,55*
	Lig 60	61,28 _{ns}	116,57*
Mora 25	Cebil 50	17,98 _{ns}	23,84 _{ns}
	C+N 50	9,14 _{ns}	2,06 _{ns}
	Lad N+50	26,44 _{ns}	49,82 _{ns}
	Lad S+50	54,34 _{ns}	35,26 _{ns}
	Lig 15	125,61*	108,30*
	Lig 25	21,26 _{ns}	34,66 _{ns}
	Lig 40	58,90 _{ns}	61,00*
	Lig 60	44,92 _{ns}	55,02 _{ns}
Cebil 50	C+N 50	27,12 _{ns}	25,90 _{ns}
	Lad N+50	44,42 _{ns}	25,98 _{ns}
	Lad S+50	36,36 _{ns}	59,10 _{ns}
	Lig 15	107,63*	132,14*
	Lig 25	3,27 _{ns}	58,50 _{ns}
	Lig 40	40,92 _{ns}	84,84*
	Lig 60	26,94 _{ns}	78,86 _{ns}
Ced+Nog 50	Lad N+50	17,30 _{ns}	51,88 _{ns}
	Lad S+50	63,48*	33,20 _{ns}
	Lig 15	134,75*	106,24*
	Lig 25	30,40 _{ns}	32,60 _{ns}
	Lig 40	68,04*	58,94 _{ns}
	Lig 60	54,06 _{ns}	52,96 _{ns}
Lad N+50	Lad S+50	80,78*	85,08*
	Lig 15	152,04*	158,13*
	Lig 25	47,70 _{ns}	84,48*
	Lig 40	85,34*	110,82*
	Lig 60	71,36 _{ns}	104,84*
Lad S+50	Lig 15	71,27*	73,04*
	Lig 25	33,08 _{ns}	0,60 _{ns}
	Lig 40	4,56 _{ns}	25,74 _{ns}
	Lig 60	9,42 _{ns}	19,74 _{ns}

*Significativo al 95% ns = No significativo

Cuadro 15. Resultados de la prueba Dunn's en subparcelas de la cronosecuencia de ligustros

Parcela		Índice de Shannon
		2009
Ligustro 15	Lig 25	73,64*
	Lig 40	47,30 _{ns}
	Lig 60	53,28 _{ns}
Ligustro 25	Lig 40	26,34 _{ns}
	Lig 60	20,26 _{ns}
Ligustro 40	Lig 60	5,98 _{ns}

*Significativo al 95% ns = No significativo

La situación entre parcelas de bosque maduro (Ladera N+50 y Ladera S+50) también fue evaluada, y se encontró la existencia de diferencias entre ellas en ambos periodos. Así mismo, estas parcelas registran una situación distinta respecto a las de ligustro, teniendo por un lado que Ladera N+50 tiene diferencias con las cuatro unidades de muestreo en 2011, mientras que Ladera S+50 solo las tiene con Ligustro 15 años.

Por último, al interior de las parcelas de ligustro se presentan diferencias solamente entre Ligustro 15 y 25 años, así que según los resultados (Cuadro 15) no existen diferencias significativas entre las demás parcelas dominadas por *L. lucidum*.

Nivel parcela

Con el propósito de contrastar los resultados anteriores con los obtenidos a nivel de parcela completa, se calculó nuevamente el índice de diversidad de Shannon a esta escala (Cuadro 16). En negrita se resaltan los valores más altos obtenidos.

Cuadro 16. Índice de diversidad Shannon en parcelas permanentes						
Parcela	N° individuos / especies por parcela 1991	N° individuos / especies por parcela 2011	1991		2011	
			Shannon			
			H	e ^H	H	e ^H
Guarán 12	586 / 17	484 / 23	0,729	2,073	2,465	11,763
Mora 25	425 / 20	301 / 22	2,043	7,714	2,327	10,247
Cebil 50	360 / 21	448 / 26	2,165	8,715	2,369	10,687
Ced+nog 50	340 / 19	302 / 20	2,370	10,697	2,431	11,370
Ladera N+50	262 / 21	378 / 26	2,537	12,642	2,651	14,168
Ladera S+50	328 / 25	295 / 25	2,219	9,198	2,084	8,037

Cuadro 17. Índice de diversidad Shannon en parcelas de la cronosecuencia

Parcela	N° individuos / especies por parcela	2009	
		Shannon	
		H	e ^H
Ligus 15	527 / 8	0,399	1,491
Ligus 25	487 / 17	1,851	6,366
Ligus 40	262 / 15	1,575	4,831
Ligus 60	177 / 14	1,355	3,877

Así como en los índices de diversidad evaluados a nivel de subparcela, la parcela Guarán 12 pasa de tener el valor más bajo de índice de Shannon en 1991 (2,073) al segundo más alto en 2011 (11,763). Sin embargo con la misma consideración que a nivel de subparcela, respecto al antilogaritmo del índice (e^H), se encuentra que la menor diferencia entre este valor y el número de especies registradas por parcela, se da en Cedro+Nogal 50 en ambos periodos, es decir que ésta sería la parcela más diversa. Ladera N+50 sería la siguiente más diversa, pero solo en 1991 (Cuadro 16).

En cuanto a las parcelas de la cronosecuencia, la dominancia de *L. lucidum* parece incidir en los bajos valores de índice de diversidad, no obstante Ligustro 25 años alcanza el mayor valor de diversidad alfa, como también sucedió en el análisis a nivel de subparcelas. En el caso de las parcelas de Ligustro 40 y 60 años, sí se observa diferencia en la diversidad que se estima a nivel de subparcela respecto a la de la parcela completa, seguramente influenciado por la diferencia en el tamaño de muestreo; a nivel de subparcela resultó ser más diversa la de Ligustro 40 años, pero a nivel de parcela completa lo fue la de Ligustro 60 años (Cuadro 17).

Al comparar los índices de diversidad entre unidades de muestreo, se encuentra que la mayor magnitud absoluta de cambio se da en la parcela Guarán 12, teniendo la

más alta diferenciación de diversidad respecto a la parcela Ladera S+50, pasando de -7,125 en 1991 a 3,727 en 2011 (una magnitud de 10,8 puntos) (Cuadro 18).

Cuadro 18. Resultados de diferencias en índice de diversidad entre parcelas permanentes de bosque secundario y cronosecuencia de ligustros

Parcela	Índice de Shannon	
	1991	2011
Guarín 12	Mora 25	-5,641
	Cebil 50	1,516
	C+N 50	-6,641
	Lad N+50	-8,624
	Lad S+50	0,393
	Lig 15	-10,568
	Lig 25	-2,405
	Lig 40	3,727
	Lig 60	10,272
Mora 25	Lig 25	-4,293
	Lig 40	5,397
	Lig 60	-2,758
	Cebil 50	6,933
	C+N 50	-1,804
	Lad N+50	7,887
	Lad S+50	-1,001
	Lig 15	-0,440
Cebil 50	Lig 25	-2,984
	Lig 40	-1,123
	Lig 60	-4,928
	C+N 50	-3,921
	Lad N+50	-1,484
	Lad S+50	2,211
	Lig 15	6,223
	Lig 25	8,756
Ced+Nog	Lig 40	1,348
	Lig 60	3,881
	C+N 50	2,883
	Lad N+50	5,416
	Lad S+50	3,837
	Lig 15	6,370
Lad N	Lig 25	-1,983
	Lig 40	-0,684
	Lig 60	-3,927
	C+N 50	-3,481
	Lad N+50	-0,484
	Lad S+50	2,650
Lad S	Lig 15	7,224
	Lig 25	9,196
	Lig 40	4,321
	Lig 60	5,856
	C+N 50	4,838
	Lad N+50	6,810
Ligustro 15	Lig 25	-1,944
	Lig 40	-2,798
	Lig 60	1,499
	C+N 50	3,334
	Lad N+50	9,206
	Lad S+50	9,879
Ligustro 25	Lig 15	4,331
	Lig 25	5,004
	Lig 40	5,867
	Lig 60	6,540
	C+N 50	6,821
	Lad N+50	7,493
Ligustro 40	Lig 15	3,444
	Lig 25	6,132
	Lig 40	11,151
	Lig 60	12,677
	C+N 50	6,276
	Lad N+50	7,802

Cuadro 19. Resultados de diferencias en índice de diversidad entre parcelas de la cronosecuencia de ligustros

Parcela	Índice de Shannon	
	2009	
Ligustro 15	Lig 25	-4,875
	Lig 40	-3,340
	Lig 60	-2,386
Ligustro 25	Lig 40	1,535
	Lig 60	2,489
Ligustro 40	Lig 60	0,954

Diversidad Beta

Según los resultados del índice de Sørensen cuantitativo se encuentra que la mayor disimilitud se da entre la parcela de Ligustro 15 años con todas las demás unidades de muestreo, alcanzando valores de más de 85%. Esta parcela solamente presenta cierta similitud (33%) con las demás parcelas de ligustro. Así mismo se encuentra que las parcelas con mayor tiempo de recuperación (Cebil 50, Cedro+Nogal 50, Ladera N+50 y Ladera S+50) tienen también una gran disimilitud con las parcelas de Ligustro de 25, 40 y 60 años.

Por su parte, la parcela Guarán 12 (1991) tiene gran disimilitud (>70%) con todas las demás unidades de muestreo (Cuadro 20), exceptuando la de Cedro+Nogal 50, sin embargo esta situación cambia para el año 2011 limitándose esa alta disimilitud solamente con las parcelas de bosques maduros (Ladera N+50 y Ladera S+50). En el Cuadro 20 se subrayan los valores mayores a 70% obtenidos.

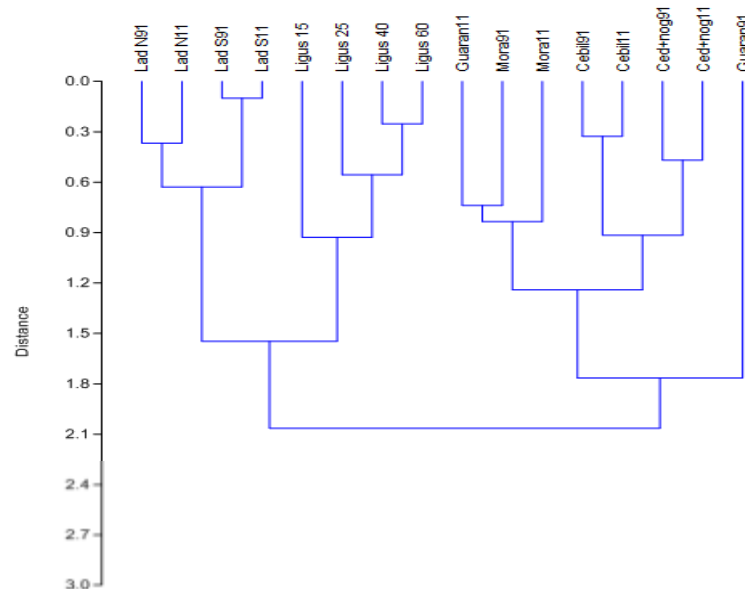
Cuadro 20. Índice de Sørensen cuantitativo

	Guarán 12 91	Guarán 12 11	Mora 25 91	Mora 25 11	Cebil 50 91	Cebil 50 11	C+N 50 91	C+N 50 11	Lad N+50 91	Lad N+50 11	Lad S+50 91	Lad S+50 11	Ligus 15	Ligus 25	Ligus 40	Ligus 60
Guarán 12 91	0	0.671	<u>0.727</u>	<u>0.916</u>	<u>0.869</u>	<u>0.936</u>	0.670	<u>0.916</u>	<u>0.967</u>	<u>0.971</u>	<u>0.945</u>	<u>0.952</u>	<u>0.975</u>	<u>0.946</u>	<u>0.958</u>	<u>0.948</u>
Guarán 12 11		0	0.575	0.571	0.609	0.627	0.439	0.568	<u>0.831</u>	<u>0.760</u>	<u>0.744</u>	<u>0.740</u>	<u>0.887</u>	0.652	0.638	<u>0.703</u>
Mora 25 91			0	0.448	0.692	<u>0.816</u>	0.535	<u>0.799</u>	<u>0.884</u>	<u>0.858</u>	<u>0.849</u>	<u>0.869</u>	<u>0.901</u>	0.539	0.787	<u>0.841</u>
Mora 25 11				0	0.591	0.616	<u>0.712</u>	0.633	<u>0.722</u>	0.612	0.596	0.600	<u>0.869</u>	0.520	0.630	<u>0.719</u>
Cebil 50 91					0	0.250	0.631	0.648	0.685	0.635	0.666	0.670	<u>0.950</u>	<u>0.783</u>	<u>0.752</u>	<u>0.773</u>
Cebil 50 11						0	<u>0.727</u>	0.624	0.584	0.529	0.586	0.608	<u>0.977</u>	<u>0.785</u>	<u>0.788</u>	<u>0.797</u>
C+N 50 91							0	0.381	<u>0.807</u>	<u>0.799</u>	<u>0.787</u>	<u>0.798</u>	<u>0.963</u>	<u>0.855</u>	<u>0.857</u>	<u>0.865</u>
C+N 50 11								0	<u>0.747</u>	<u>0.745</u>	<u>0.717</u>	<u>0.724</u>	<u>0.898</u>	<u>0.733</u>	<u>0.719</u>	<u>0.727</u>
Lad N+50 91									0	0.265	0.505	0.540	<u>0.985</u>	<u>0.923</u>	<u>0.893</u>	<u>0.909</u>
Lad N+50 11										0	0.357	0.373	<u>0.984</u>	<u>0.861</u>	<u>0.821</u>	<u>0.830</u>
Lad S+50 91											0	0.095	<u>0.979</u>	<u>0.845</u>	<u>0.807</u>	<u>0.826</u>
Lad S+50 11												0	<u>0.983</u>	<u>0.844</u>	<u>0.785</u>	<u>0.805</u>
Ligus 15													0	0.678	0.548	0.670
Ligus 25														0	0.418	0.479
Ligus 40															0	0.253
Ligus 60																0

Considerando los valores promedio del índice calculado se estima una reducción entre 1991 y 2011 (de 0,71 a 0,64, respectivamente), señalando en consecuencia la disminución en el reemplazo de especies a nivel regional, lo cual estaría relacionado con la extensión y dominancia identificada particularmente en el *L. lucidum* ya que en el análisis correspondiente a 2011 se incluyó la información correspondiente a las parcelas establecidas en 2009.

De manera complementaria para el análisis de la diversidad beta, se realizó un análisis de conglomerados para evidenciar los pares y grupos de parcelas con mayor similitud entre sí, a partir de los valores presentados previamente en relación con el índice de Sørensen. En la Figura 10 se presenta el dendrograma obtenido.

Figura 10. Dendrograma obtenido en análisis cluster de parcelas permanentes y cronosecuencia de ligustro



Se identifican 4 grupos de parcelas que son más similares entre sí: i) bosque maduro (LadN y LadS), ii) Ligustros, iii) Guarán 11 y Mora 91-11, iv) Cebil y Cedro+Nogal, encontrando que definitivamente la parcela Guarán 12 (1991) es la más disímil del resto de unidades de muestreo.

Las mayores similitudes dentro de los grupos se dan en las mismas unidades de muestreo comparando los dos periodos analizados (Ladera Sur 91 y 11, Cebil 91 y 11, Cedro+Nogal 91 y 11). De esta manera son Ladera Sur 91 y Ladera Sur 11 las más similares entre sí del conjunto de los grupos.

Diversidad Gamma

A partir del método de Lande (1996) se calculó la diversidad gamma con base en la riqueza de especies en los dos años extremos considerados, incluyendo en el último periodo lo referente a las parcelas de la cronosecuencia. En el Cuadro 21 se presentan las cifras obtenidas de diversidad beta (columnas 5 y 6), estimadas a partir de riqueza para calcular luego la diversidad gamma.

Considerando que los valores de 2,976 y 5,572 corresponden a la diversidad beta en los años 1991 y 2011 respectivamente, y que la diversidad gamma se expresa como:

$$\text{Gamma} = \text{alfa promedio} + \text{beta}$$

Se tiene entonces que la diversidad gamma en 1991 es de 23,5 (20,5 + 2,976) y en 2011 incluyendo parcelas de ligustro, de 25,2 (19,6 + 5,572). De esta manera se tiene que la diversidad alfa comprende el 87% en 1991 y 78% en 2011, y la diversidad beta el 13% y 22% respectivamente de la diversidad gamma del paisaje.

Cuadro 21. Área ocupada por cada parcela y estimación de diversidad beta basada en riqueza de especies

Parcela	Área		N° especies 1991	N° especies 2009 / 2011	$q_j (S_T - S_j)$ 1991	$q_j (S_T - S_j)$ 2009 / 2011
	(m ²)	%				
Guarán 12	9.600	10,8	17	23	0,864	0,324
Mora 25	10.000	11,2	20	22	0,560	0,448
Cebil 50	10.000	11,2	21	26	0,448	0
Cedro+Nogal 50	10.000	11,2	19	20	0,672	0,672
Ladera N+50	9.600	10,8	21	26	0,432	0
Ladera S+50	10.000	11,2	25	25	-	0,112
Ligustro 15	6.400	7,2	-	8	-	1,296
Ligustro 25	10.000	11,2	-	17	-	1,008
Ligustro 40	10.000	11,2	-	15	-	1,232
Ligustro 60	3.600	4,0	-	14	-	0,480
PROMEDIO	8.920	-	20.5	19.6	0,595	0,557
TOTAL	89.200	100%			2,976	5,572

4.1.4. Relación entre las variables de dominancia de las dos especies exóticas invasoras y diversidad

Se presentan los resultados del análisis de correlación a nivel de subparcela y parcela, entre las variables de dominancia (área basal) e índice de diversidad de Shannon.

En el caso de las subparcelas permanentes de bosque secundario no se observó correlación significativa entre las variables de dominancia de especies exóticas invasoras (*L. lucidum* y *M. alba*) y diversidad (Cuadro 22 y Cuadro 23). En todos los casos los índices de correlación fueron menores a 0,15, y los valores de $p > 0.6$.

Cuadro 22. Resultado del análisis de correlación entre dominancia de *L. lucidum* y diversidad a nivel de subparcela permanente de bosque secundario

Parcela	N° subp. total	N° subp. con <i>L. lucidum</i>		Área basal <i>L. lucidum</i> (m ²)		Índice Shannon ⁽¹⁾		Correl. Spearm.	p-valor
		1991	2011	1991	2011	1991	2011		
Guarán 12	24	0	16	0	1,491	1,892	7,487	0,112 _{ns}	0,680
Mora 25	25	1	6	0,036	0,743	3,901	5,156	-0,029 _{ns}	0,957
Cedro+Nogal 50	25	1	14	0,009	1,227	5,617	5,722	0,007 _{ns}	0,982

(1) Valor promedio por subparcela con *L. lucidum*

ns = No significativo

Cuadro 23. Resultado del análisis de correlación entre dominancia de *M. alba* y diversidad a nivel de subparcela permanente de bosque secundario

Parcela	N° subp. total	N° subp. con <i>M. alba</i>		Área basal <i>M. alba</i> (m ²)		Índice Shannon ⁽¹⁾		Correl. Spearm.	p-valor
		1991	2011	1991	2011	1991	2011		
Guarán 12	24	6	16	0,095	1,147	1,985	8,187	0,012 _{ns}	0,965
Mora 25	25	25	23	6,817	8,368	4,542	5,024	-0,035 _{ns}	0,869
Cedro+Nogal 50	25	9	9	0,792	1,223	5,448	5,336	0,017 _{ns}	0,966

(1) Valor promedio por subparcela con *M. alba*

ns = No significativo

Por el contrario, en todas las parcelas de la cronosecuencia de ligustros si se observó una correlación negativa entre la dominancia de *L. lucidum* y la diversidad de cada subparcela (Cuadro 24), mientras que respecto a *M. alba* solo se determinó correlación en la parcela Ligustro 15 años (Cuadro 25). La correlación negativa en el primer caso, se considera como moderada en las parcelas Ligustro 15 y 40 años, y fuerte en el caso de Ligustro 60 años (-0,733).

Cuadro 24. Resultado del análisis de correlación entre dominancia de *L. lucidum* y diversidad a nivel de subparcela de la cronosecuencia de ligustro

Parcela	Nº subp. total	Nº subp. con <i>L. lucidum</i>	Área basal <i>L. lucidum</i> (m ²)	Índice Shannon ⁽¹⁾	Correl. Spearm	p-valor
2009						
Ligustro 15	16	16	17,883	1,438	-0,534*	0,033
Ligustro 25	25	20	9,823	3,789	-0,435 _{ns}	0,056
Ligustro 40	25	24	19,606	3,108	-0,512*	0,011
Ligustro 60	9	9	5,193	3,299	-0,733*	0,025

(1) Valor promedio por subparcela con *L. lucidum*

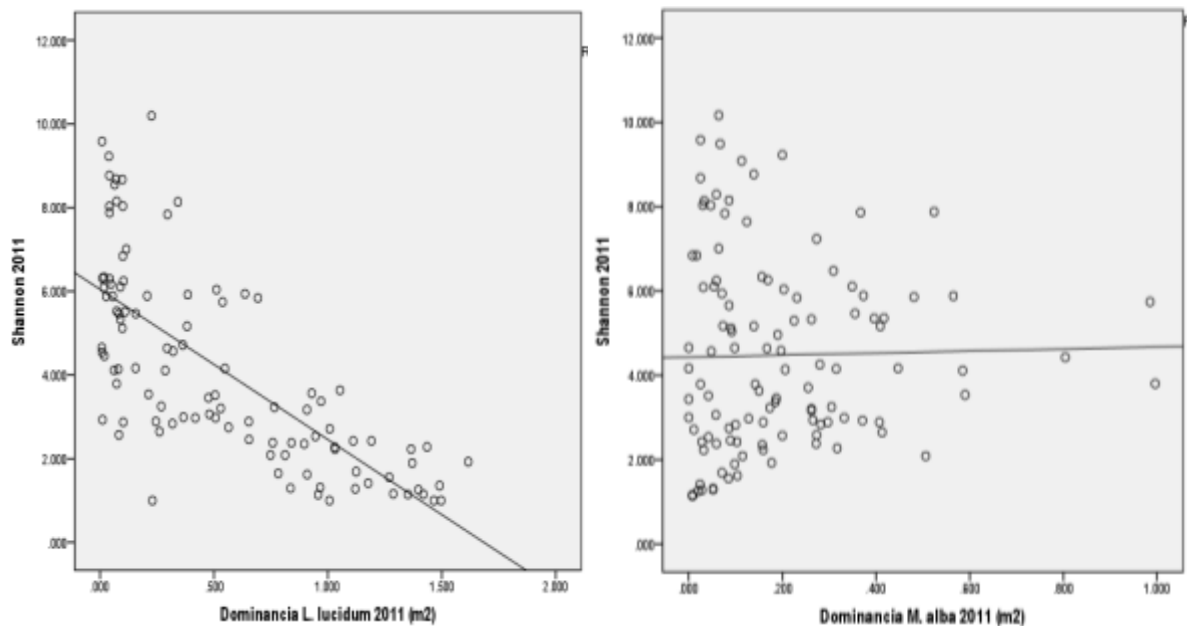
*Significativo al 95%

Cuadro 25. Resultado del análisis de correlación entre dominancia de *M. alba* y diversidad a nivel de subparcela de la cronosecuencia de ligustro

Parcela	Nº subp. total	Nº subp. con <i>M. alba</i>	Área basal <i>M. alba</i> (m ²)	Índice Shannon ⁽¹⁾	Correl. Spearm.	p-valor
2009						
Ligustro 15	16	13	0,591	1,528	0,805**	0,001
Ligustro 25	25	25	6,169	3,931	0,194 _{ns}	0,352
Ligustro 40	25	17	3,258	3,333	-0,033 _{ns}	0,900
Ligustro 60	9	8	1,072	3,339	-0,071 _{ns}	0,867

(1) Valor promedio por subparcela con *M. alba* **Significativo al 99% ns = No significativo

Figura 11. Correlación entre dominancia de *L. lucidum* - *M. alba* y diversidad estimada por subparcela permanente y cronosecuencia

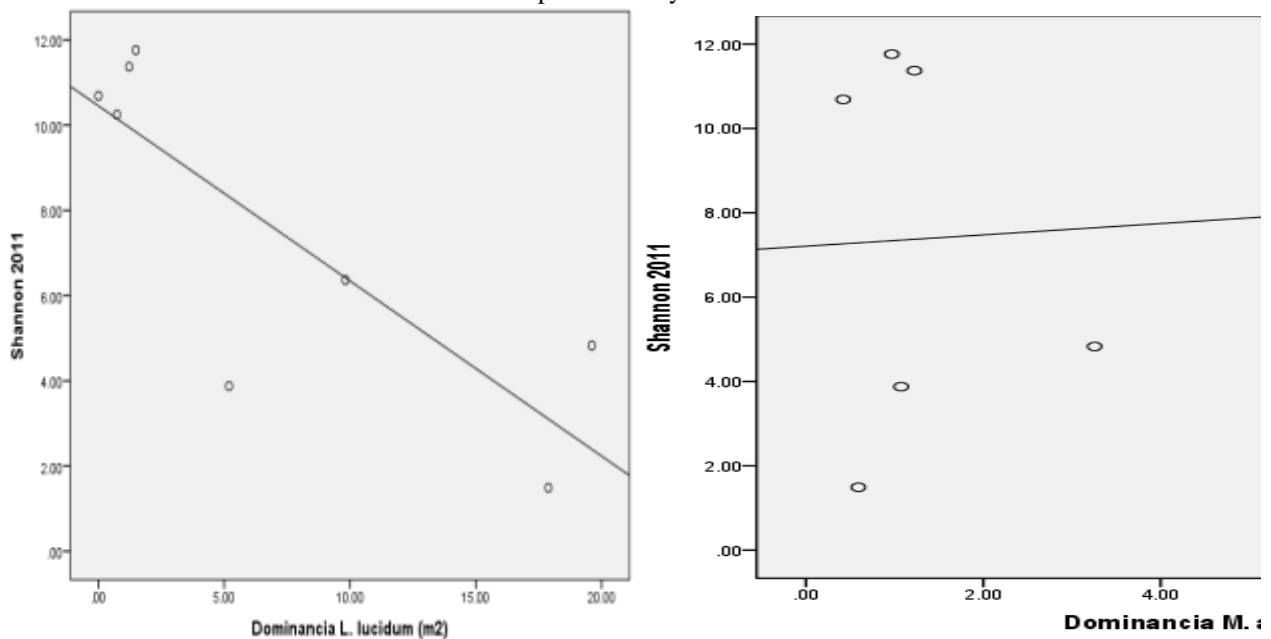


Al combinar la información tanto de subparcelas permanentes como de la cronosecuencia (Figura 11), se observa una fuerte correlación negativa entre la dominancia de *L. lucidum* y el índice de diversidad. En contraste, la dominancia de *M. alba* no se correlacionó con la diversidad a nivel de subparcela.

En términos del “tamaño del efecto” que la variable independiente (dominancia) puede tener sobre la variable dependiente (diversidad), en el caso de *L. lucidum*, se encuentra que su dominancia tiene un grado de correlación fuerte negativa ($r = -0,728$) con la variable de diversidad, a nivel de subparcela. Por el contrario, la dominancia de *M. alba* no genera relación de tipo causa - efecto sobre la diversidad ($r = 0,02$).

Respecto al análisis a nivel de parcelas completas (Figura 12), la situación de correlación negativa respecto a *L. lucidum* se mantiene, esta vez con mayor grado de asociación entre las variables de diversidad y dominancia ($r = -0,828$) y un p-valor de 0,011 ($p < 0,05$). En cuanto a *M. alba*, el p-valor obtenido fue de 0,811 y un coeficiente de correlación de 0,114 por tanto se evidencia nuevamente la inexistencia de correlación entre diversidad y dominancia de esta especie, también en esta escala de análisis.

Figura 12. Correlación entre dominancia de *L. lucidum* - *M. alba* y diversidad estimada por parcela permanente y cronosecuencia



4.1.5. Cambios en la composición y estructura de los bosques por efecto de la dominancia de las especies exóticas invasoras

El análisis complementario del efecto de la dominancia de las exóticas invasoras sobre la estructura de los bosques secundarios, en este caso considerando valores de IVI de las especies mediante el uso del método de PCA, se presenta en detalle en el Anexo 4. En términos generales se encuentra correlación negativa significativa ($p \leq 0,05$) entre la dominancia (área basal) de *L. lucidum* y el segundo eje de ordenamiento, y en cuanto a *M. alba* no se estableció correlación alguna, de igual manera que en el análisis relacionado con la diversidad.

4.2. Trayectorias sucesionales en bosques dominados por especies nativas y especies exóticas invasoras

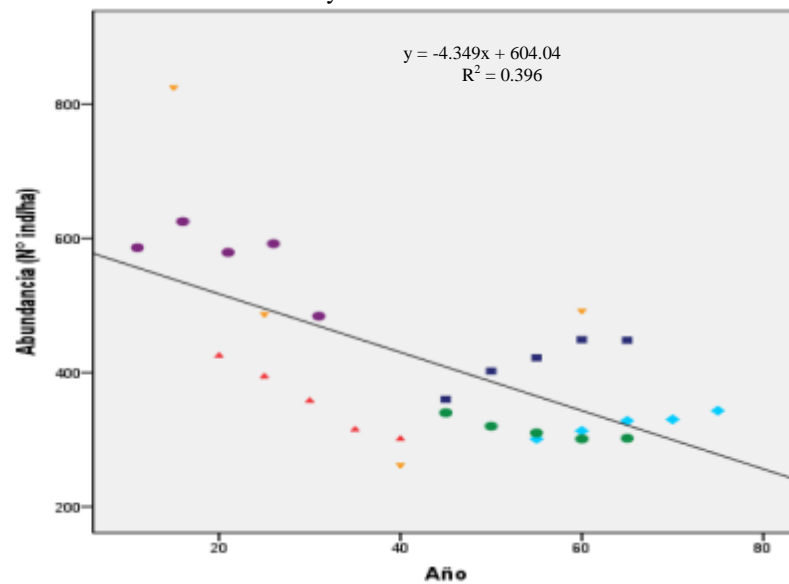
4.2.1. Relación entre parámetros estructurales y tiempo de recuperación

Abundancia

Al relacionar abundancia con tiempo de recuperación de todas las parcelas, se observa una tendencia lineal negativa (Figura 13) con un coeficiente de determinación de 0,396 el cual puede considerarse como bajo, posiblemente por efecto de las parcelas de la cronosecuencia de ligustro ($p=0,0003$). En términos del tamaño o importancia del efecto de la variable del tiempo (años) sobre la abundancia, se puede concluir que ésta es moderada con un coeficiente de correlación de 0,629. En la ecuación de la Figura 13 el coeficiente indica que por cada año adicional puede esperarse que la abundancia disminuya en una media de 4 individuos por hectárea.

Al analizar las tendencias por subgrupos de parcelas (no presentado) los valores de R^2 oscilan entre 0,502 (en parcela Guarán 12) y 0,964 (en parcela Bosque Maduro), lo cual indica que en general, la variabilidad de las abundancias podría ser explicada por el modelo de regresión lineal ajustado. Sin embargo se encuentra que en el caso del Bosque Maduro y Cebil 50, la tendencia es positiva con un R^2 superior a 0,9, a diferencia de las parcelas restantes. En todo caso, la importancia de la variable del tiempo en la abundancia registrada, es mayor en las parcelas de bosque maduro (valor más alto de coeficiente de correlación 0,982) o con mayor tiempo de sucesión, que en las restantes.

Figura 13. Relación entre abundancia y tiempo de recuperación de las parcelas permanentes de bosque secundario y la cronosecuencia

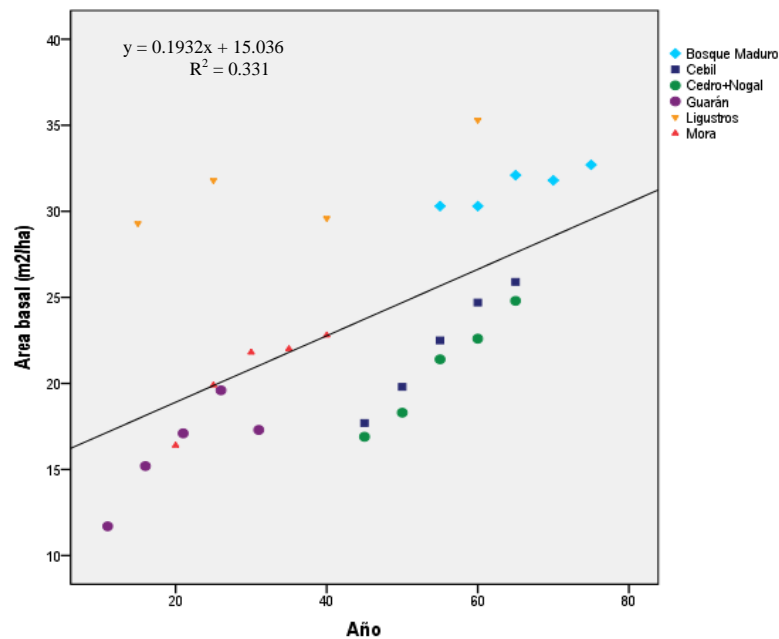


Área basal

Se encuentra una tendencia lineal positiva con un coeficiente de determinación de 0,331 el cual puede considerarse como bajo, resultado posiblemente del efecto de las parcelas de la cronosecuencia de ligustro ($p = 0,0011$). En términos del tamaño o importancia del efecto de la variable del tiempo (años) sobre el área basal en el conjunto de datos, se puede concluir que ésta es moderada con un coeficiente de correlación de 0,575. De acuerdo a la ecuación de la Figura 14 el coeficiente indica que por cada año adicional puede esperarse que el área basal incremente en una media de $0,19 \text{ m}^2$ por hectárea.

Al analizar las tendencias por subgrupos (no presentado) los valores de R^2 oscilan entre 0,606 (en parcelas Ligustro) y 0,986 (en parcela Cebil 50), con un promedio total de 0,82, lo cual implica que la variabilidad del área basal podría ser explicado por el modelo de regresión ajustado (Figura 14) y que entonces el modelo lineal es adecuado para describir la relación existente entre estas dos variables.

Figura 14. Relación entre área basal y tiempo de recuperación de las parcelas permanentes de bosque secundario y la cronosecuencia



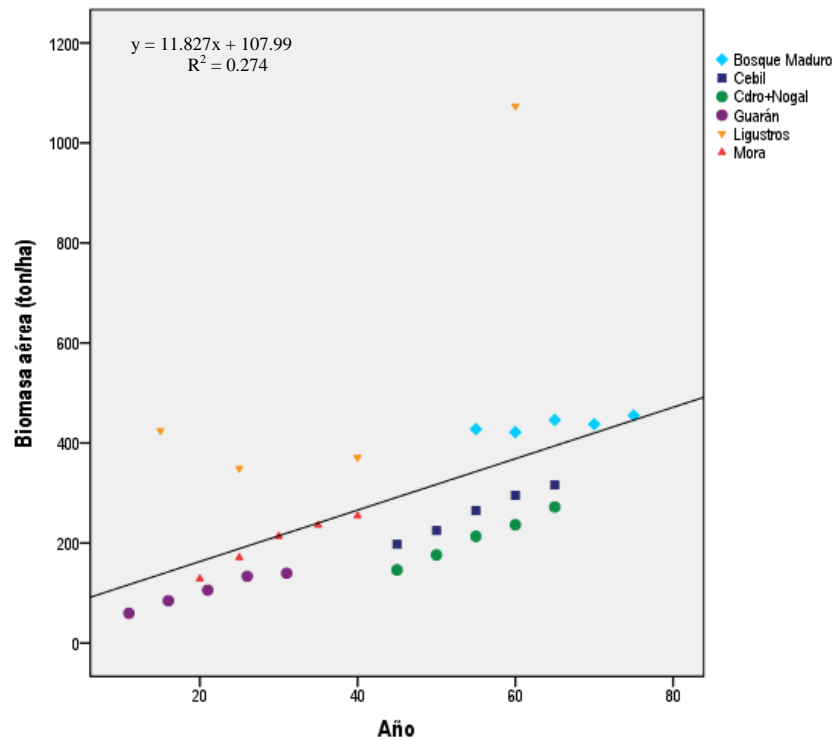
Biomasa aérea

A partir de la extrapolación realizada se estimó el valor de biomasa aérea para Ligustro 60 en 1.073,6 t/ha lo cual numéricamente se consideró factible dado que tan solo en las nueve subparcelas medidas (0,36 has) se alcanzó un valor de 386,5 t/ha, sin embargo supera bastante los promedios registrados a nivel regional de las Yungas (Gasparri *et al.*, 2008). Probablemente el pequeño tamaño de la muestra incidió en la estimación exagerada de biomasa aérea en esta parcela, sin embargo se utiliza este valor en los análisis subsiguientes ya que las demás variables fueron estimadas también por extrapolación.

Con esta información ajustada, se hizo el análisis de correlación entre estas dos variables (Figura 15).

En el extremo superior derecho se observa un *outlier* que corresponde a la parcela Ligustro 60 con más de 1.000 t/ha de biomasa aérea, y las demás ubicadas más cercanas a la línea de tendencia teniendo el segundo valor más alto el bosque maduro (valores promedio de Ladera N+50 y Ladera S+50) con cifras de biomasa aérea que oscilaron entre 421,6 y 455,1 t/ha entre la primera y última medición realizada en este grupo de parcelas (Ladera S+50 con los valores más altos de 444,6 y 458,4 t/ha, y Ladera N+50 con 342,6 y 382 t/ha).

Figura 15. Relación entre biomasa aérea y tiempo de recuperación de las parcelas permanentes de bosque secundario y la cronosecuencia



Se observa entonces una tendencia lineal con un coeficiente de determinación de 0,274 el cual puede considerarse mínimo, como resultado posiblemente del efecto de la parcela Ligustro 60 y el alto valor estimado de biomasa aérea. Cuando se las analiza independientemente, las parcelas de la cronosecuencia, presentaron un R^2 de 0,671 pero un valor $p = 0,18109$. En términos del tamaño o importancia del efecto de la variable del tiempo (años) sobre la biomasa aérea en el conjunto de datos, se puede concluir que ésta es mínima con un coeficiente de correlación de 0,498. Según la ecuación de la Figura 15 el coeficiente indica que por cada año adicional puede esperarse que la biomasa aérea incremente en una media de 11,8 ton por hectárea.

En las tendencias por los subgrupos (no presentado) los valores de R^2 oscilan entre 0,682 (en parcelas de bosque maduro) y 0,996 (en parcela Cedro+Nogal 50), con un promedio total de 0,783, lo cual implica que la variabilidad de la biomasa aérea podría ser explicada por el modelo de regresión ajustado y que entonces el modelo lineal es adecuado para describir la relación existente entre estas dos variables.

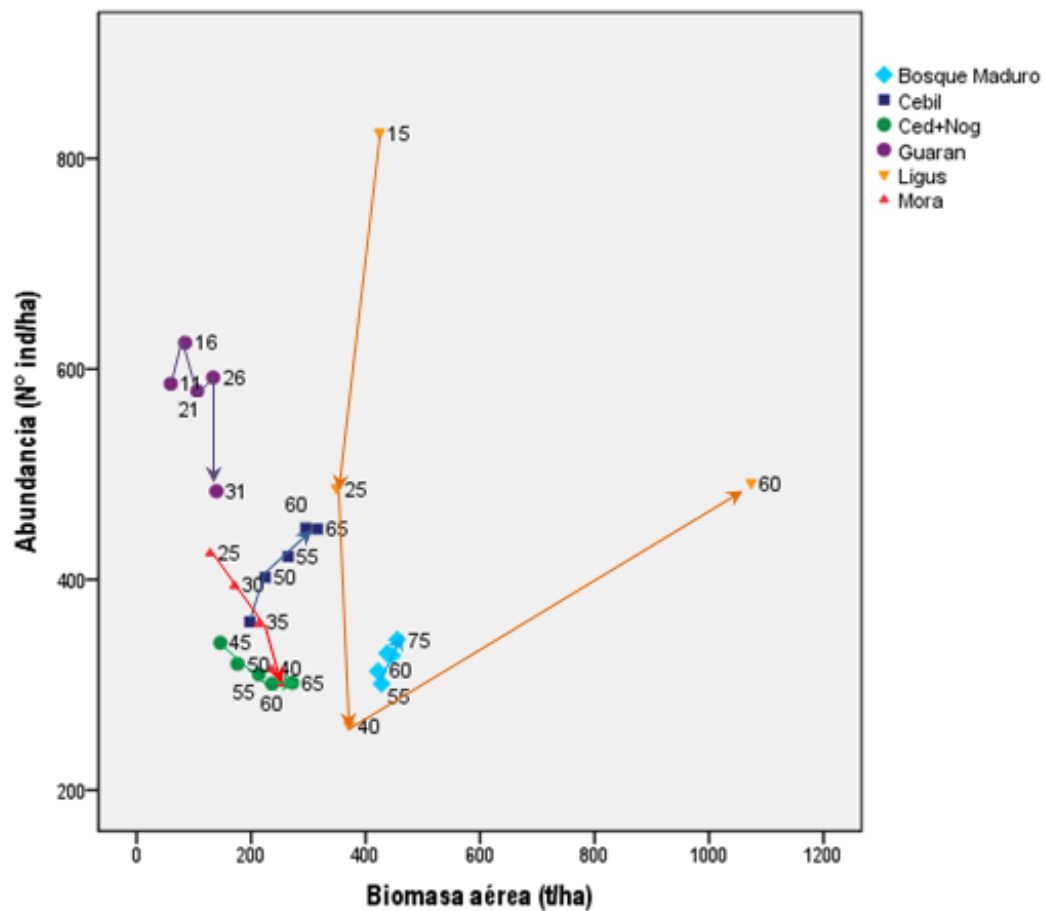
Por último, al relacionar las variables abundancia (ind/ha) con la biomasa aérea (t/ha) se encuentran distintas tendencias de acuerdo al tipo de parcela analizada (Figura 16), así por ejemplo las parcelas con mayor tiempo de recuperación como Cebil 50 y las mismas parcelas de bosque maduro (Ladera N+50 y Ladera S+50) tienden a presentar una relación positiva considerando linealidad con un $R^2 = 0,930$ y $0,763$, respectivamente.

Las demás parcelas presentaron una relación negativa señalada con la dirección de los vectores dibujados en la figura. Los números incluidos en la Figura 16, indican los años respectivos de recuperación de cada grupo de parcelas. Cedro+Nogal 50

presentó un $R^2 = 0,864$, Guarán 12 un $R^2 = 0,346$, las parcelas de la cronosecuencia de ligustros dada su variabilidad un $R^2 = 0.000294$ y Mora 25 un $R^2 = 0,973$.

Sin embargo al considerar el conjunto de datos no es posible establecer una relación lineal entre estas variables, obteniendo un R^2 total de 0,005 nuevamente influenciado por las parcelas de la cronosecuencia y su gran variabilidad en los datos. Adicionalmente el comportamiento de Ligustro 60 como *outlier* dado por el alto valor de biomasa aérea calculado, influye también en el resultado global presentado.

Figura 16. Tendencias en la relación abundancia / biomasa aérea en las parcelas permanentes de bosque secundario y la cronosecuencia de ligustros



4.2.2. Ordenamiento multidimensional no métrico (NMDS)-trayectorias sucesionales

En relación al ordenamiento multidimensional realizado a partir de los valores de IVI (Figura 17A), se observa movimiento en la misma dirección hacia el extremo superior derecho, donde se localizan las unidades de muestreo de los bosques maduros o de referencia (Ladera N+50 y Ladera S+50). El porcentaje de variación representado por el eje 1 fue de 36,9% y del eje 2 de 45,6%. De acuerdo a las distancias entre remediciones de las parcelas de cronosecuencia, se observa que los mayores cambios en los patrones florísticos se dan en las parcelas Guarán 12 y Mora 25, y muchas menos variaciones en Ladera S+50 y Cebil 50.

Respecto al mayor porcentaje de variación explicada por el segundo eje, es necesario aclarar que en el caso de los análisis NMDS los ejes no responden a ninguna jerarquía en la cantidad de variación explicada; es decir que son matemáticamente intercambiables. Lo que intenta la ordenación es buscar las mejores posiciones de n objetos en un espacio de k dimensiones, que se asemejen más a las posiciones de los objetos según sus distancias originales. Los objetos son reescalados, pero intentando mantener la relación original entre ellos.

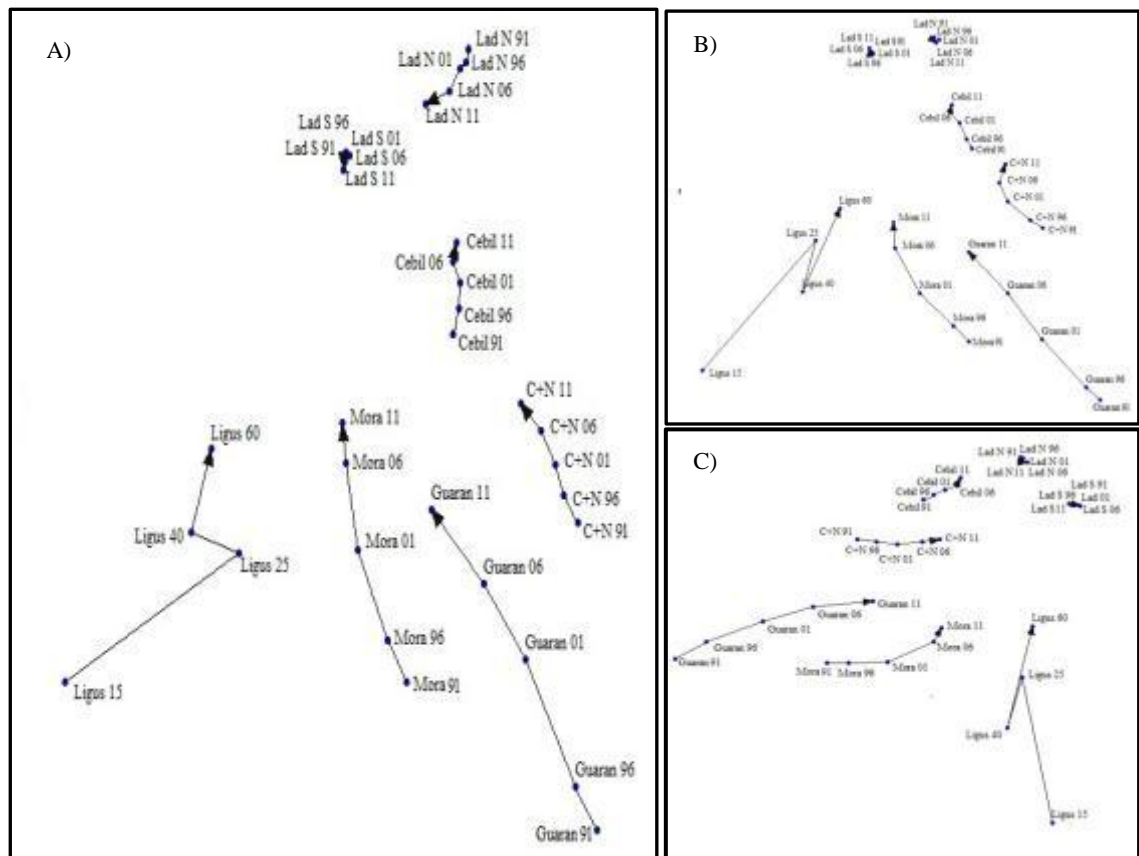
Como se observa Figura 17B y C, existe una similar tendencia a la hallada en el análisis del IVI, teniendo que aunque con diferente velocidad de cambio (representada por la longitud de los vectores entre remediciones) todas las unidades de muestreo tienden hacia la composición del bosque maduro o de referencia ubicados en el extremo superior derecho, y nuevamente son las parcelas de Cebil 50 las que más se aproximan a ellas.

Los mayores cambios en los patrones florísticos ocurren entre las parcelas de Ligustro, principalmente entre las edades de 15 y 25 años. Igualmente se encuentra que incluso entre las parcelas de bosque maduro o referencia, es decir Ladera N+50 y Ladera S+50, existen ciertas diferencias ya que se observa tendencia de las primeras hacia la composición de las segundas, las cuales, como se discutió en la sección 4.1.3., al analizar la diversidad, presentan diferencias significativas en sus patrones florísticos.

Cabe aclarar que si bien se describe también una trayectoria entre las parcelas de la cronosecuencia de ligustros, éstas corresponden a valores únicos calculados para el año 2009 y no a remediciones, sin embargo se muestra coherencia en los cambios florísticos entre parcelas con tiempos de recuperación más cercanas (Ligustro 15 y 25 años, y Ligustro 40 y 60 años).

Respecto a la variación de los datos originales explicado por cada uno de los ejes de ordenamiento, se tiene que en el caso de la variable abundancia y área basal, el eje 2 explicó un mayor porcentaje de variación (40,3% y 42%, respectivamente), mientras que en el caso de biomasa aérea, es el eje 1 el de mayor porcentaje de variación (51.4%). El total de la variación explicada por los dos ejes fue de 73%, 78% y 79% en las variables abundancia, área basal y biomasa aérea, respectivamente.

Figura 17. Trayectorias sucesionales en el ordenamiento NMDS considerando IVI (A), área basal (B) y biomasa aérea (C) de todas las especies en parcelas permanentes y cronosecuencia



De esta manera se comprueba la hipótesis planteada y entonces se observa que los cambios en composición de los bosques secundarios analizados, tienden a converger con los de los bosques maduros, pese a que dichos cambios en la composición florística (evaluados por la longitud de los vectores) ocurran de manera diferenciada entre grupos de parcelas, siendo mayores los cambios en el caso de parcelas de ligustro, o menores en el de las parcelas de Cebil 50 o Ladera S+50.

4.3. Velocidad de la convergencia: comparación de tasas de cambio en la similitud de los bosques secundarios con el bosque maduro y efecto del área basal de las exóticas sobre dichas tasas

En general se encuentra que efectivamente ocurre un efecto considerable en las tasas de cambio estimadas para las tres variables, sobre todo en términos de abundancia y biomasa aérea. Se presentan en el Cuadro 26 y Cuadro 27, los resultados obtenidos por parcela y por año de cada variable analizada (abundancia, área basal, biomasa aérea), en las parcelas permanentes de bosque secundario y en la cronosecuencia de ligustro.

Cuadro 26. Valores totales estimados por parcela permanente de variables abundancia (ind/ha), área basal (m²/ha), biomasa aérea (ton/ha)

Parcela	Año														
	1991			1996			2001			2006			2011		
	Ab	AB	BA	Ab	AB	BA	Ab	AB	BA	Ab	AB	BA	Ab	AB	BA
Guarán 12	586	11,7	59,6	625	15,2	84,68	579	17,1	105,9	592	19,6	133,6	484	17,3	139,5
Mora 25	425	16,4	128,4	394	19,9	170,8	358	21,8	213,4	315	22	235,8	301	22,8	254,3
Cebil 50	360	17,7	197,6	402	19,8	224,9	422	22,5	264,9	449	24,7	295,3	448	25,9	316,2
Cedro+Nogal 50	340	16,9	146,2	320	18,3	176,2	310	21,4	213,4	301	22,6	236,6	302	24,8	271,9
Bosque referencia (promedio LadN+S)	301	30,3	427,8	313	30,3	421,6	328	32,1	446,1	330	31,8	437,6	343	32,7	455,1
	Ab. Abundancia			AB. Área Basal			BA. Biomasa aérea								

Cuadro 27. Valores totales estimados por parcela de ligustros de variables abundancia (ind/ha), área basal (m²/ha), biomasa aérea (ton/ha)

Parcela	Año		
	2009		
	Ab	AB	BA
Ligustro 15 ⁽¹⁾	825	29,25	424,8
Ligustro 25	487	31,8	349,3
Ligustro 40	262	29,6	371,3
Ligustro 60 ⁽²⁾	492	35,13	1.073
	Ab. Abundancia AB. Área Basal BA. Biomasa aérea		

(1) Tamaño de parcela de 0,64 ha

(2) Tamaño de parcela de 0,36 ha

Como se advirtió en los métodos, para la estimación de las tasas anuales de cambio en el caso de parcelas de ligustro se utilizaron valores promedio de las unidades de muestreo con edades intermedias, es decir las de 25 y 40 años, para obtener las diferencias en relación a las otras parcelas de 15 y 60 años de edad.

4.3.1. Índices de similitud

Los índices de similitud presentados en el Cuadro 28, se obtuvieron utilizando los tres valores de referencia del bosque maduro relacionados con abundancia, área basal y biomasa aérea registrados en el año 2011; estos valores fueron 343 ind/ha, 32,7 m²/ha y 455,1 t/ha, respectivamente (Cuadro 26).

Cuadro 28. Índices de similitud en las variables abundancia (ind/ha), área basal (m²/ha), biomasa aérea (ton/ha) de las parcelas permanentes de bosque secundario y cronosecuencia de ligustro, respecto al bosque maduro

Parcela	Año														
	1991			1996			2001			2006			2011		
	Ab	AB	BA	Ab	AB	BA	Ab	AB	BA	Ab	AB	BA	Ab	AB	BA
Guarán 12	0.043	21	395.5	0.082	17.5	370.4	0.192	15.6	349.2	0.221	13.1	321.5	0.257	15.4	315.6
Mora 25	0.140	16.3	326.7	0.170	12.8	284.3	0.238	10.9	241.7	0.310	10.7	219.3	0.403	9.9	200.8
Cebil 50	0.373	15	257.5	0.376	12.9	230.2	0.399	10.2	190.2	0.436	8	159.8	0.444	6.8	138.9
Cedro+Nogal 50	0.203	15.8	308.9	0.222	14.4	278.9	0.228	11.3	241.7	0.250	10.1	218.5	0.271	7.9	183.2
	2009														
	Ab			AB			BA								
Ligustro 15	0.016			3.45			30.3								
Ligustro 32*	0.182			2			94.8								
Ligustro 60	0.186			-2.55			-618.5								

*Considerando valores promedio entre parcelas Ligustro 25 y 40 (edad intermedia de 32 años)

El índice de similitud de composición florística (abundancia) se basa en el índice de Sørensen (Bray Curtis) que oscila entre 0 y 1. Ver sección 3.5.1. en capítulo de Materiales y Métodos el cálculo de índices para área basal y biomasa

En términos de biomasa aérea se da una situación semejante al área basal dada la condición de que la determinación de la primera depende en buena medida de la segunda. Los índices de similitud entre el bosque maduro y Ligustro 60 presentan valor negativo dado que en ambas variables la parcela de ligustro supera (y más aún en biomasa aérea) a la del bosque maduro. Los órdenes de magnitud son muy variables, principalmente en la biomasa aérea y es entre las parcelas Ligustro 32 y 60 donde ocurre el mayor cambio en el índice de similitud en biomasa aérea.

4.3.2. Tasas de cambio en índices de similitud

En el Cuadro 29 se presentan las tasas de cambio obtenidas a lo largo de los años en las parcelas permanentes de bosque secundario y en la cronosecuencia de ligustros, considerando las tres variables analizadas.

Cuadro 29. Tasas de cambio anual en los índices de similitud de las variables abundancia (ind/ha), área basal (m²/ha), biomasa aérea (ton/ha) de las parcelas permanentes de bosque secundario y cronosecuencia de ligustro, respecto al bosque maduro

Parcela	Año											
	1991-1996			1996-2001			2001-2006			2006-2011		
	Ab	AB	BA	Ab	AB	BA	Ab	AB	BA	Ab	AB	BA
Guarán 12	18.14	3.33	1.27	26.83	2.17	1.14	3.02	3.21	1.59	3.26	3.51	0.37
Mora 25	4.29	4.29	2.60	8	2.97	3	6.05	0.37	1.85	6	1.50	1.69
Cebil 50	0.16	2.80	2.12	1.22	4.19	3.48	1.85	4.31	3.20	0.37	3	2.62
Cedro+Nogal 50	1.87	1.77	1.94	0.54	4.31	2.67	1.93	2.12	1.92	1.68	4.36	3.23
2009												
	Ab			AB			BA					
Ligustro 15 y 32*	61.03			-2.47			12.52					
Ligustro 32* y 60	0.08			-8.13			-26.87					

*Considerando valores promedio entre parcelas Ligustro 25 y 40 (edad intermedia de 32 años)

En la Figura 18 (A, B y C) se presenta gráficamente las tasas de cambio de los índices de similitud en términos de abundancia, área basal y biomasa aérea de las parcelas permanentes de bosque secundario y cronosecuencia de ligustros respecto al bosque maduro. Las barras horizontales corresponden a las tasas anuales estimadas en cada periodo (5 años en las parcelas de bosque secundario, y 17 y 28 años en las de cronosecuencia).

En orden de magnitud, la mayor tasa de cambio en los índices de similitud con el bosque maduro se estimó para la variable abundancia en las parcelas de la cronosecuencia, con una variación de más del 60% dentro del mismo grupo de parcelas entre el primer periodo de la sucesión (17 años) y el segundo periodo (28 años) cayendo en este último a tasas menores a 1% anual (Figura 18).

La abundancia en las parcelas permanentes tuvo también una gran diferencia en la tasa de cambio respecto a la cronosecuencia, siendo superior al 23% en la parcela Guaran 12 donde se registró el mayor cambio en este grupo de parcelas.

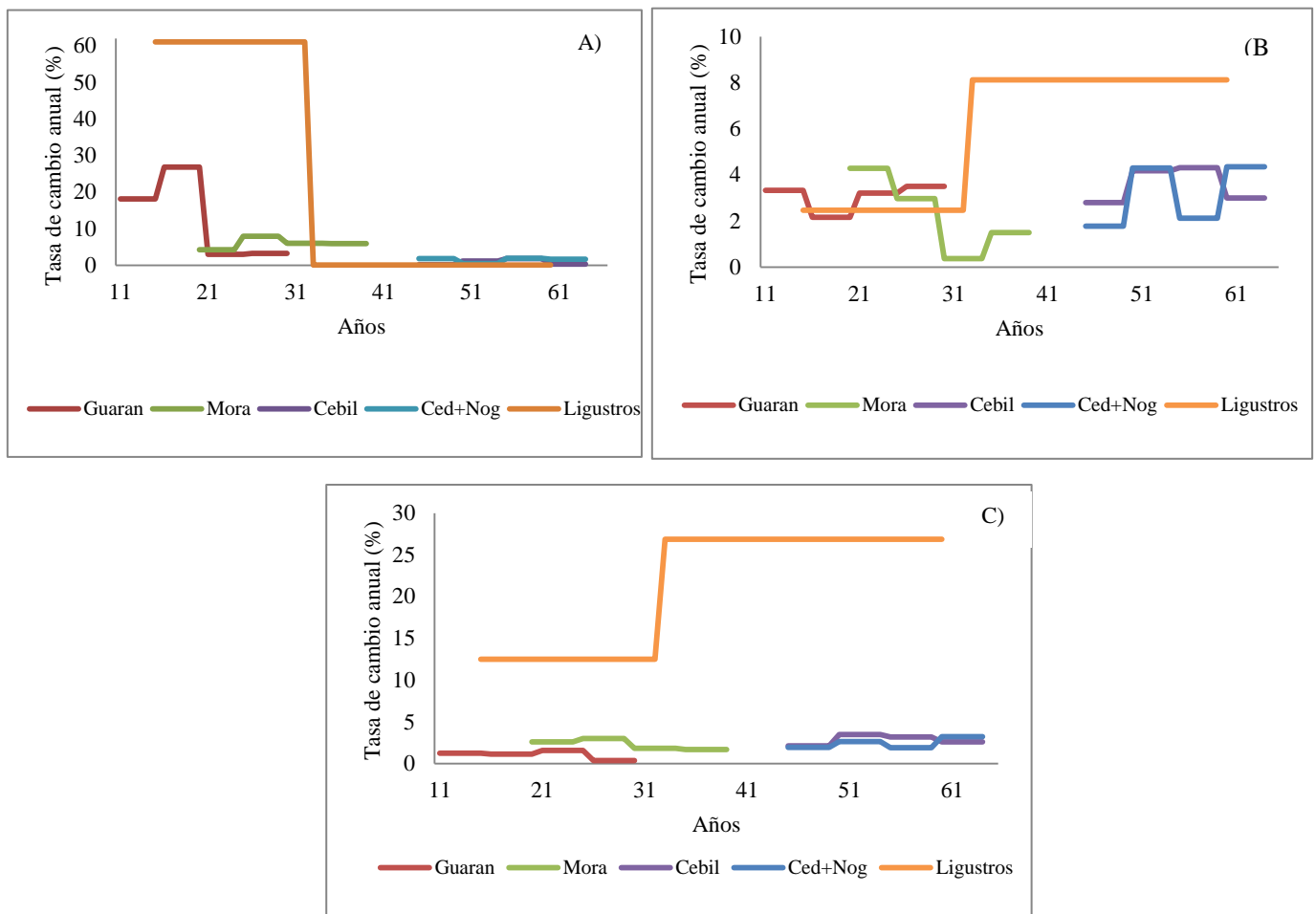
Aunque en menor magnitud, las tasas de cambio considerando el área basal tuvieron un comportamiento más variable a lo largo del tiempo presentando oscilaciones entre periodos sobre todo en las parcelas Cebil 50, Cedro+Nogal 50 y Mora 25, siendo esta última donde ocurrió la máxima proporción de cambio en la tasa a nivel de la misma parcela (3,92%) y respecto a las demás unidades. En las parcelas de la

cronosecuencia la tasa de cambio de área basal incrementó en más del 5% entre el primer y segundo periodo considerado.

En cuanto a las tasas anuales de cambio en la variable de biomasa aérea, no se encuentran grandes diferencias entre periodos de la sucesión en las parcelas permanentes de bosque secundario (menores a 1,3%), al contrario de lo que ocurre en la cronosecuencia donde la variación de la tasa entre el primer periodo (17 años) y el segundo (28 años) fue del 14%, con diferencias en los valores de biomasa aérea entre Ligustro 32 y Ligustro 60 de 360 t/ha y 1.073 t/ha, respectivamente.

Aunque en la Figura 18 se presentan en positivo las tasas de cambio en el segundo periodo de los índices de similitud de área basal y biomasa aérea con el bosque maduro -porque efectivamente irían en aumento-, el signo negativo resultante en las estimaciones podría estar indicando la mayor disimilitud que se presentaría entre los bosques dominados por *L. lucidum* y los bosques maduros. No obstante lo anterior, en las parcelas permanentes con mayor tiempo de recuperación (Cebil 50 y Cedro+Nogal 50) se identifica también, aunque leve, una tendencia de incremento en sus tasas de cambio en biomasa aérea.

Figura 18. Tasas de cambio anual de los índices de similitud entre periodos considerando abundancia (A), área basal (B) y biomasa aérea (C)



De esta manera se tiene que las tasas de cambio considerando biomasa son más estables a lo largo de la sucesión en las parcelas permanentes de bosque secundario, sin percibirse aún el efecto de la dominancia reciente de *L. lucidum* o la de *M. alba* que ha estado presente desde el inicio del proceso de recuperación de estos bosques. Por su parte las tasas de cambio considerando área basal son más dinámicas, y como se observa en la parcela Mora 25 (Figura 18) tienden a disminuir con el paso del tiempo y a variar mucho más en las parcelas con mayor tiempo de recuperación.

Estas observaciones resultan consistentes con lo planteado en la hipótesis relacionado con que los bosques dominados por especies exóticas tienen tasas de cambio florístico distintas hacia el bosque maduro que los dominados por especies nativas, a nivel de parcela, dependiendo de su nivel de tolerancia a la sombra. En el caso de la exótica intolerante a la sombra (*M. alba*), las tasas de cambio en los índices de similitud respecto al bosque maduro considerando abundancia, área basal y biomasa aérea son comparativamente lentas; mientras que en la especie tolerante a la sombra (*L. lucidum*), los cambios en estas variables se ven acelerados.

4.3.3. Comparación de tasas de cambio entre parcelas de edades similares

Con el fin de complementar este análisis a partir de los parámetros de abundancia, área basal y biomasa aérea, se analizaron las diferencias en los índices de similitud obtenidos respecto al bosque de referencia entre pares de parcelas con edades similares, tanto entre las de bosque secundario con las de cronosecuencia de ligustro, como entre las del primer grupo (Cuadro 30).

Los índices de similitud respecto al bosque maduro de referencia y considerando los distintos pares de parcelas, no superan en ningún caso el valor de 0.5 (siendo el más alto 0.4499 estimado en Cebil-11, respecto al área basal).

Cuadro 30. Comparación de los índices de similitud entre parcelas con edades similares de los bosques secundarios y la cronosecuencia de ligustros

	Índice de similitud (Sørensen)					
	Abundancia	Diferencias	Área basal	Diferencias	Biomasa aérea	Diferencias
Ligustro 60	0.1863		0.2689		0.3772	
Cebil 11	0.4442	0.2579	0.4499	0.181	0.4034	0.0262
Ligustro 60	0.1863		0.2689		0.3772	
Cebil 06	0.4361	0.2498	0.4326	0.1637	0.3881	0.0109
Ligustro 60	0.1863		0.2689		0.3772	
Cebil 01	0.3995	0.2132	0.412	0.1431	0.3767	-0.0005
Ligustro 40	0.1997		0.1528		0.1097	
Cebil 96	0.376	0.1763	0.3919	0.2391	0.3684	0.2587
Ligustro 40	0.1997		0.1528		0.1097	
Cebil 91	0.3729	0.1732	0.3759	0.2231	0.3626	0.2529
Ligustro 60	0.1863		0.2689		0.3772	
CedNog11	0.2708	0.0845	0.3028	0.0339	0.3256	-0.0516
Ligustro 60	0.1863		0.2689		0.3772	
CedNog06	0.2496	0.0633	0.3005	0.0316	0.318	-0.0592
Ligustro 60	0.1863		0.2689		0.3772	
CedNog01	0.2280	0.0417	0.2931	0.0242	0.2938	-0.0834

Ligustro 40	0.1197		0.1528		0.1097	
CedNog96	0.2216	0.1019	0.2539	0.1011	0.2602	0.1505
Ligustro 40	0.1997		0.1528		0.1097	
CedNog91	0.2032	0.0035	0.2419	0.0891	0.2325	0.1228
Ligustro 40	0.1997		0.1528		0.1097	
Mora11	0.4031	0.2034	0.2567	0.1039	0.2032	0.0935
Ligustro 40	0.1997		0.1528		0.1097	
Mora06	0.3102	0.1105	0.2134	0.0606	0.1647	0.055
Ligustro 25	0.1579		0.2806		0.2377	
Mora01	0.2376	0.0797	0.1609	-0.1197	0.1257	-0.112
Ligustro 25	0.1579		0.2806		0.2377	
Mora96	0.1696	0.0017	0.1144	-0.1662	0.0898	-0.1479
Ligustro 25	0.1579		0.2806		0.2377	
Mora91	0.1395	-0.0184	0.0916	-0.189	0.0689	-0.1688
Ligustro 25	0.1579		0.2806		0.2377	
Guarán11	0.2569	0.099	0.2186	-0.062	0.1746	-0.0631
Ligustro 25	0.1579		0.2806		0.2377	
Guarán06	0.221	0.0631	0.1637	-0.1169	0.1306	-0.1071
Ligustro 25	0.1579		0.2806		0.2377	
Guarán01	0.1918	0.0339	0.0992	-0.1814	0.0709	-0.1668
Ligustro 15	0.0159		0.0077		0.0077	
Guarán 96	0.0823	0.0664	0.0412	0.0335	0.0292	0.0215
Ligustro 15	0.0159		0.0077		0.0077	
Guaran 91	0.0428	0.0269	0.0189	0.0112	0.0113	0.0036
CedNog11	0.2708		0.3028		0.3256	
Cebil11	0.4442	0.1734	0.4499	0.1471	0.4034	0.0778
CedNog06	0.2496		0.3005		0.318	
Cebil06	0.4361	0.1865	0.4326	0.1321	0.3881	0.0701
CedNog01	0.2280		0.2931		0.2938	
Cebil01	0.3995	0.1715	0.412	0.1189	0.3767	0.0829
CedNog96	0.2216		0.2539		0.2602	
Cebil96	0.3760	0.1544	0.3919	0.138	0.3684	0.1082
CedNog91	0.2032		0.2419		0.2325	
Cebil91	0.3729	0.1697	0.3759	0.134	0.3626	0.1301
Cebil91	0.3729		0.3759		0.3626	
Mora11	0.4031	0.0302	0.2567	-0.1192	0.2032	-0.1594
CedNog91	0.2032		0.2419		0.2325	
Mora11	0.4031	0.1999	0.2567	0.0148	0.2032	-0.0293
Guarán11	0.2569		0.2186		0.1746	
Mora06	0.3102	0.0533	0.2134	-0.0052	0.1647	-0.0099
Guarán11	0.2569		0.2186		0.1746	
Mora01	0.2376	-0.0193	0.1609	-0.0577	0.1257	-0.0489
Guarán06	0.221		0.1637		0.1306	
Mora96	0.1696	-0.0514	0.1144	-0.0493	0.0898	-0.0408
Guarán01	0.1918		0.0992		0.0113	
Mora91	0.1395	-0.0523	0.0916	-0.0076	0.0689	0.0576

En cuanto a la comparación de las parcelas de bosque secundario con menos tiempo de recuperación (entre 20 y 30 años), es decir Guarán 12 y Mora 25, se encuentra que en todas las variables, la primera parcela presenta valores de índice de

similitud mayores que en la parcela Mora 25, salvo en el caso de biomasa aérea al comparar Mora 25- 91 y Guarán 12-01, y de abundancia al comparar Mora 25-06 y Guarán 12-11, casos en los que Mora 25 es la que presenta valores mayores.

Así mismo al comparar otras parcelas de mayor edad (entre 45 y 65 años), se encuentra que las distintas parcelas de Cebil 50 presentan la mayor similitud con el bosque maduro de referencia que sus pares de la misma edad, es decir las parcelas de Cedro+Nogal 50.

Respecto al grupo de parcelas de Ligustro se presenta una situación diferenciada al considerar las tres variables. En el caso de la abundancia, solo Ligustro 25 supera la similitud con el bosque maduro al compararla con Mora 25-91 y en los demás casos todas las parcelas de Ligustro presenta valores inferiores.

En el caso del área basal, todas las parcelas de Ligustro 25 años comparadas con sus pares de Guarán 12 y Mora 25 superan los índices de similitud de los bosques secundarios, y en cuanto a la biomasa aérea es también esta parcela de Ligustro 25 años junto con Ligustro 60 años, las únicas de este grupo de parcelas que presentan mayores valores de índice de similitud, esta última comparada con Cedro+Nogal 50-01, 06 y 11.

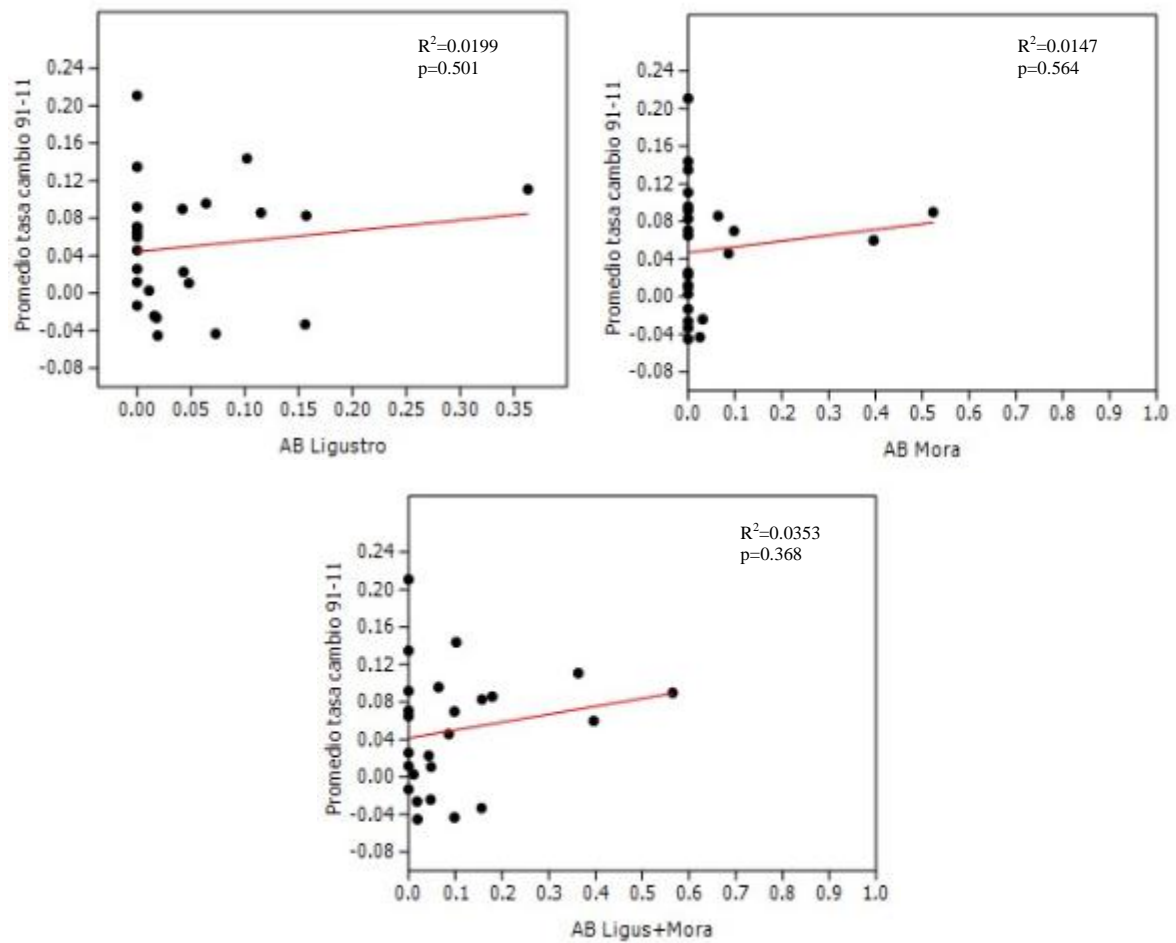
Por último, las mayores diferencias entre los pares de parcelas analizados se presentan entre parcelas de Ligustro de 25, 40 y 60 años respecto a las parcelas de Cebil 50, principalmente.

4.3.4. Efecto del área basal de las especies exóticas invasoras sobre las tasas de cambio sucesionales

A partir de las tasas de cambio en la similitud con el bosque maduro estimadas (variables dependiente) entre los periodos extremos analizados, 1991 y 2011, y los valores de área basal (variable independiente), se realizó un análisis de correlación entre estas dos variables en todas las parcelas, encontrando que en las permanentes de bosque secundario no existe correlación con ninguna de las dos especies exóticas de interés ($p>0.05$).

En la Figura 19 se presenta uno de los resultados de este análisis (parcela Cedro+Nogal 50). Al realizar el análisis por cuantiles en esta misma parcela (0.25 0.50, 0.75), no se encuentra algún efecto significativo de la dominancia de *M. alba* y *L. lucidum* ($p>0,05$ en Cuadro 31) sobre las tasas de cambio en el índice de similitud con el bosque maduro. En el Anexo 5 se presentan los resultados respectivos para las demás parcelas.

Figura 19. Relación de tasas de cambio en similitud con el bosque maduro y áreas basales de *L. lucidum* y *M. alba* – parcela Cedro+Nogal 50



Cuadro 31. Resultados análisis de regresión por cuantiles parcela Cedro+Nogal 50

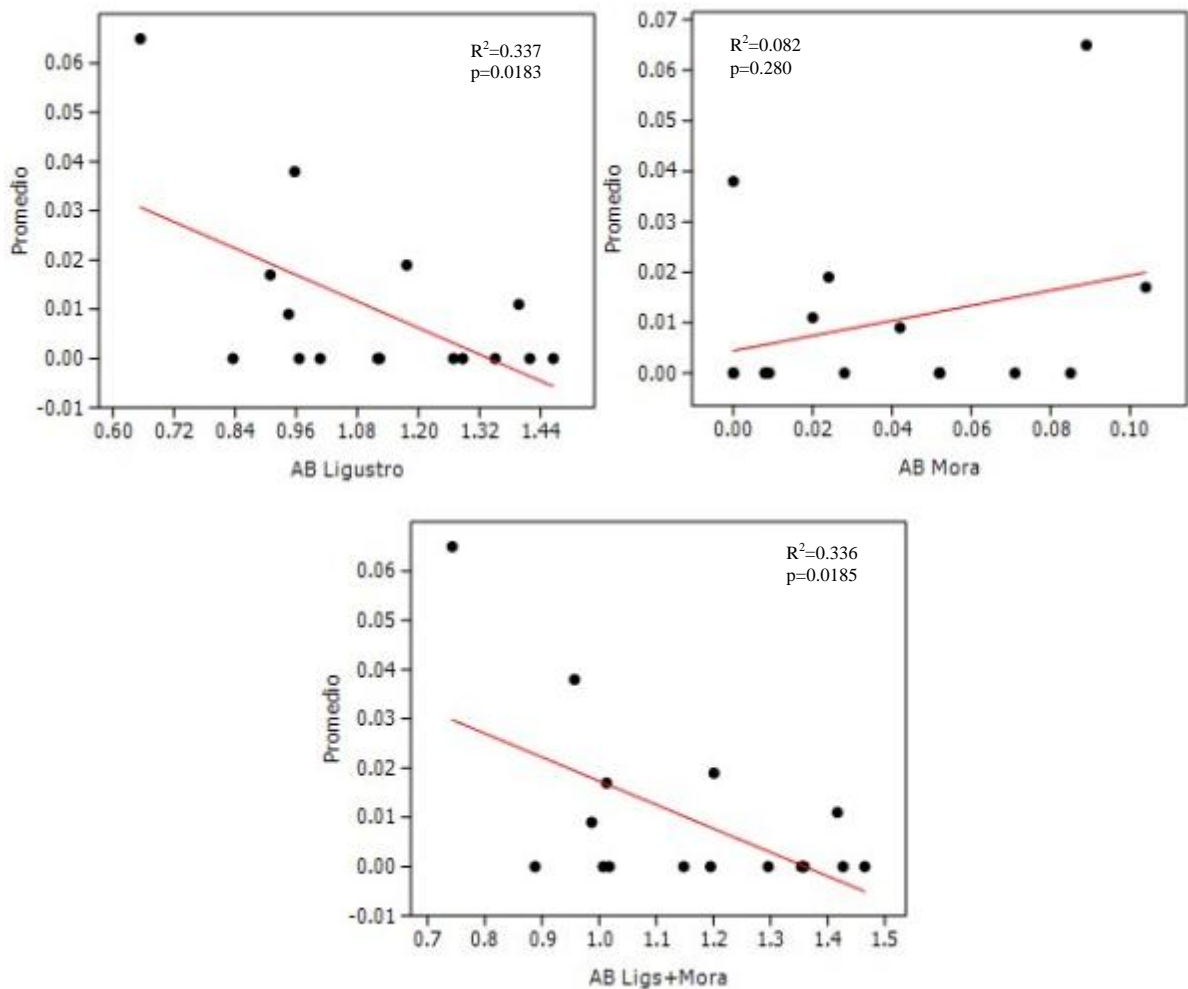
	Área Basal /Cuantil	Coefficiente	P>[t]	Pseudo R ²
	AB Ligustro			
Promedio tasa cambio 91-11	q25	0,000	1,000	-0,000
	q50	-0,074	0,728	0,016
	q75	0,407	0,266	0,028
	AB Mora			
	q25	0,000	-	0,000
	q50	0,000	1,000	-0,000
	q75	0,302	0,727	0,002
	AB Ligustro+Mora			
	q25	0,000	1,000	0,000
	q50	0,289	0,570	0,014
	q75	0,466	0,744	0,029

Respecto a las parcelas de la cronosecuencia de ligustros, dado que no era posible hallar tasas de cambio precisas de los índices de similitud con el bosque maduro, primero por el hecho de ser unidades muestrales diferentes y segundo por la diferencia en el número de subparcelas entre ellas, se analizó la relación existente entre los índices de similitud promedio de cada subparcela (variable dependiente) con el bosque maduro, y los valores de área basal de las dos especies en cuestión.

De esta manera fue posible hallar la existencia de correlación negativa ($p < 0,05$) en todas las parcelas en términos del área basal de *L. lucidum*, teniendo el mayor ajuste a una relación lineal negativa la parcela Ligustro 60 años con 46,6% seguida de Ligustro 15 años con 33,7%, y un p-valor de 0,043 y 0,018 respectivamente (Figura 20).

Al realizar el análisis por cuantiles considerando el área basal de *L. lucidum*, se encontró que la influencia de su dominancia es significativa (Cuadro 32) en el índice promedio de similitud con el bosque maduro en todos los cuantiles en parcela Ligustro 15 ($p < 0,05$), describiendo una relación negativa al igual que en el modelo inicial (Figura 20). No obstante se encuentra que el efecto no es constante a lo largo de todos los niveles de dominancia y este se va incrementando a medida que el área basal se hace mayor (p.e en cuantil 0.75, el coeficiente indica que por cada m^2/ha de *L. lucidum* puede esperarse una disminución promedio de 11 puntos en la similitud con el bosque maduro).

Figura 20. Relación de valores promedio de índices de similitud con el bosque maduro y áreas basales de *L. lucidum* y *M. alba* – parcela Ligustro 15



Cuadro 32. Resultados análisis de regresión por cuantiles parcela Ligustro 15

Promedio índice similitud	Área Basal /Cuantil	Coefficiente	P>[t]	Pseudo R ²
	AB Ligustro			
	q25	-5,269	0,008	0,211
	q50	-9,424	0,025	0,179
	q75	-11,248	0,009	0,243
	AB Mora			
	q25	0,853	0,355	0,012
	q50	1,226	0,269	0,063
	q75	0,567	0,630	0,119
	AB Ligustro+Mora			
	q25	-4,319	0,010	0,184
	q50	-7,746	0,006	0,222
	q75	-9,849	0,003	0,241

En el Anexo 6 se presentan los resultados de las demás parcelas de la cronosecuencia.

La situación en estas parcelas respecto al área basal de *M. alba* es bien diferente, teniendo que las parcelas con mayor tiempo de recuperación describen en menor medida algún tipo de correlación entre las variables analizadas y ésta en general no es significativa (excepto en el caso de Ligustro 25). Lo mismo sucede al analizar las tendencias por cuantiles, ya que no se registra influencia significativa ($p>0,05$) de la dominancia de *M. alba* sobre el índice promedio de similitud con el bosque maduro (Cuadro 32).

Al combinar los valores de área basal de las dos especies en un mismo análisis, se observa la incidencia de *L. lucidum* en el resultado general teniendo al igual que en el análisis independiente de esta especie, la existencia de correlación negativa significativa en todas ellas (excepto en Ligustro 25 años). En el análisis por cuantiles se confirma esta tendencia, siendo significativa ($p<0,05$) la influencia de la dominancia de las dos especies exóticas en el índice promedio de similitud con el bosque maduro en el cuantil 0.75, como se señala en la parcela Ligustro 15 (Cuadro 32). En este caso el coeficiente indica que por cada m²/ha de *L. lucidum* puede esperarse una disminución promedio de casi 10 puntos en la similitud con el bosque maduro

Por el contrario, en las parcelas permanentes de bosque secundario este incremento en área basal tanto de *L. lucidum* y *M. alba* no parece incidir por lo menos de manera significativa, en la similitud en composición florística respecto al bosque maduro (ver Anexo 5). En el primer caso seguramente porque hasta el momento en algunas parcelas el incremento ha sido gradual y no tan significativo, y en el segundo porque la dinámica poblacional de la especie no ha impedido el establecimiento y desarrollo de otras especies propias de cada estadio sucesional.

CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN

5.1. Patrones estructurales y efecto de la dominancia de las exóticas invasoras en la diversidad

A partir de la información registrada y analizada en las parcelas permanentes de bosque secundario, se hace evidente el cambio de las etapas sucesionales de la vegetación, registrando una relativa estabilidad en términos de densidad de árboles $\geq 10\text{cm}$ durante los primeros 10 años de sucesión secundaria evaluada (1991-2001) y una disminución del 4,5% de individuos hacia el segundo periodo, en relación a los registrados en 2001 (104 individuos), situación comentada también por Easdale (2007) para este sector.

Aquellas especies características del pedemonte de la Sierra de San Javier, que han sido descritas en sucesiones a partir de cultivos herbáceos abandonados (como caña de azúcar) donde dominan típicamente especies dispersadas por el viento (Brown *et al.*, 2001), como por ejemplo las pioneras efímeras o intermedias como *Heliocarpus popayanensis*, *Tecoma stans*, *Jacaranda mimosifolia*, reducen notablemente en este caso su población (especialmente la primera y segunda especie) en la mayoría de las parcelas, dando paso a otras especies como aquellas tolerantes de dosel, comúnmente ornitócoras que empiezan a establecerse y desarrollarse (*Blepharocalyx salicifolius*, *Terminalia triflora*), con capacidad para reclutar en el interior del dosel cerrado (Brown *et al.*, 2001).

Una de ellas es *Ocotea porphyria*, cuya importancia en el proceso sucesional parece preponderante siendo en muchas situaciones una de las especies dominantes del dosel y además prácticamente la única especie con valores importantes de IVI en todo el periodo analizado e incluso presentando incrementos con el paso del tiempo. Otras especies con IVI's relativamente altos fueron *Allophylus edulis*, *Heliocarpus popayanensis*, *Tecoma stans*, *Piper tucumanum*, *Parapiptadenia excelsa*, *Terminalia triflora*, *Pisonia ambigua* y por supuesto las especies exóticas *Morus alba* y *Ligustrum lucidum* en las parcelas donde éstas son dominantes.

Morus alba alcanza valores altos de IVI solo en el periodo inicial de la sucesión, y al contrario *Ligustrum lucidum* empieza a incrementarlos adquiriendo mayor IVI en las unidades muestrales de mayor edad sucesional. De esta manera *L. lucidum* presenta una relativa importancia en la estructura de bosques con distintos tiempos de recuperación.

Por su parte, *M. alba* ha decrecido considerablemente su presencia en estos bosques, lo cual se asocia con la característica de esta especie de no tolerar la sombra de un bosque maduro, pese a su gran adaptabilidad inicial a ambientes adversos (Grau & Aragón, 2000). Por tanto esta especie no representa una limitante para la sucesión secundaria y tiende a ser reemplazada en una etapa sucesional posterior como lo señalan Grau & Aragón (2003).

5.1.1. Efecto de las exóticas sobre la diversidad local

Bajo el supuesto considerado para el análisis de diversidad por escalas espaciales, planteado como un nivel de suparcelas y parcelas completas, se encuentra que la diferenciación fue consistente en las dos escalas de análisis y mostró una fuerte diferencia entre los patrones asociados a las dos especies exóticas.

Frente a *L. lucidum* el tamaño del efecto de la variable dominancia o área basal sobre el índice de diversidad es bastante importante tanto a nivel local como regional, incluso es mayor en este último ($r = 0,728$ y $0,828$ respectivamente), describiendo una correlación fuerte negativa en ambos casos. Por el contrario, *M. alba* no presenta ningún tipo de correlación entre estas variables a partir de los datos analizados o por lo menos no una relación significativa.

De esta manera se concluye que, mientras a bajas densidades *L. lucidum* no tiene efecto en la diversidad -como en las parcelas permanentes-, a mayores densidades como en las analizadas en la cronosecuencia, sí tiene un efecto importante y significativo, observación que resulta consistente con la hipótesis planteada en relación al objetivo 1 “la diversidad local (alfa) del bosque secundario se asociaría negativamente con el grado de dominancia de especies exóticas invasoras a escala de parcela y subparcela”. Sin embargo ésta no es totalmente consistente, dado que esa misma relación no ocurre en el caso de *M. alba* como se generaliza en la hipótesis.

Posibles mecanismos causales

La relación entre el éxito de la invasión y la riqueza de especies varía en diferentes escalas espaciales, lo cual ha sido señalado por estudios anteriores y según plantea Shea & Chesson (2002), esta relación es positiva en el nivel regional por la incidencia de factores extrínsecos como la latitud, clima, suelos y recursos físicos de un sistema natural, que eventualmente podrían favorecer una alta diversidad de especies nativas pero al mismo tiempo incrementar oportunidades de nicho a algunas invasoras. A su vez, en la escala local esta relación sería inversa considerando que tales condiciones extrínsecas se mantengan fijas, aumentando la resistencia a la invasión (Shea & Chesson, 2002).

En este sentido, Daehler (2003) recopila los resultados de 79 estudios que compararon los rendimientos entre invasoras y nativas, considerando variables como tasas de crecimiento, capacidad de competencia, dispersión, plasticidad fenotípica, germinación, entre otros, en los que no se encuentra una clara evidencia de que las invasoras necesariamente crezcan más rápido que sus contrapartes nativas, y en cambio se concluye que dichas tasas de crecimiento de las invasoras parecen ser contexto-dependientes.

Respecto a la captura y uso de la luz solar, se concluye que las especies invasoras parecen ser más eficientes, particularmente en ambientes muy luminosos como aquellos caracterizados por presentar altos niveles de disturbio (Pattison *et al.*, 1988 citado por Daehler, 2003). Al considerar la competencia, solo el 31% de los estudios analizados parecen mostrar un rendimiento competitivo superior de las

invasoras frente a las nativas (Nernberg & Dale, 1997; Mal *et al.*, 1997; Carino & Daehler, 2002 citados por Daehler, 2003), y en los demás casos, estas últimas fueron equivalentes o superiores a las invasoras, por lo menos bajo ciertas condiciones de crecimiento.

Otra variable importante de considerar es el mecanismo de reproducción y dispersión de las especies en cuestión, ya que como señala Rejmánek (1996), la presencia de un eficiente agente dispersor como una determinada ave, puede ser un predictor clave del éxito de la invasión de especies como las exóticas. En este mismo sentido, cada vez se acumula mayor evidencia a favor de la importancia de la presión de propágulos también conocida como “esfuerzo de introducción” como un aspecto clave en el éxito de las invasiones en todas sus etapas (Lockwood *et al.*, 2005), pues es una medida que incorpora estimados del número total de individuos en cada invasión (*i.e.*, tamaño del propágulo), así como del número de eventos de liberación (*i.e.*, número de propágulos). Al incrementarse cualquiera de estos componentes, aumenta la presión de propágulos (Lockwood *et al.*, 2005).

Por ejemplo se han estudiado cómo los mecanismos de dispersión de semillas, el grado de perturbación de un ambiente o las condiciones abióticas afectan la invasión, encontrándose que el factor determinante es el número de semillas de las especies no nativas (Von Holle & Simberloff, 2005; Di Vitorio *et al.*, 2007).

Retomando algunos de estos elementos, se encuentra que ciertas características reportadas en estudios locales de la especie exótica invasora, *L. lucidum*, podrían tener algún vínculo y configurarse como causas de dicho efecto sobre la diversidad.

Una de ellas es la altísima tasa de crecimiento que Easdale (2007a) estimó para esta especie y que alcanzó un máximo de 19,099 cm en DAP en un periodo de 5 años – muy superior al de las 28 especies restantes analizadas-; igualmente presentó la mayor tasa de reclutamiento alcanzada (2.5%) dentro del mismo grupo de especies. También en cuanto las condiciones de luz, que como plantean Guariguata & Ostertag (2002), es un recurso abiótico que resulta crítico para el crecimiento y reproducción de las plantas de los bosques tropicales húmedos y lluviosos, resulta que *L. lucidum* tiene capacidad de crecer de manera satisfactoria bajo diferentes condiciones de luz (Aragón & Groom, 2003), al contrario de *M. alba* que no tolera la sombra.

Otro aspecto que localmente se ha evaluado es la incidencia que pueda tener *L. lucidum* en la disponibilidad de agua y la competencia con las especies nativas por este recurso, -situación que podría en cierto modo convertirse en un factor favorable para estas últimas-, encontrando que, según lo evaluado por Zamora *et al.* (2014), el ligustro consumiría más agua, especialmente en la época seca, debido a que su actividad fenológica es más prolongada que la de las nativas.

Adicionalmente la frecuencia en el uso de los frutos de esta especie (y de *M. alba*) por parte de las aves (principalmente *Turdus rufiventris*, *Turdus nigriceps* y *Thraupis sayaca*), está relacionada con su gran producción, fenología (fructifican con pocas especies simultáneamente, y muy sincrónicamente entre individuos de la misma especie), abundancia y agregación de los individuos (Aragón, 2000).

Así que todas estas y otras cualidades adaptativas de *L. lucidum*, le permite autoreemplazarse y por tanto el recambio por parte de otras especies del bosque maduro, probablemente lleve varias generaciones (Grau & Aragón, 2000), lo cual se evidencia en los análisis relacionados con la riqueza de especies y la dominancia de esta especie en las parcelas establecidas en 2009, con distintos tiempos de recuperación.

Particularmente a partir de los resultados de este estudio y los patrones de dominancia de *L. lucidum*, es posible afirmar que la presión de propágulos ha sido el factor más determinante en el éxito de invasión en la mayoría de parcelas de la cronosecuencia, principalmente en Ligustro 15 donde la estructura vertical favorecida por la presencia de cítricos abandonados que actúan como perchas para las aves, ha mejorado las condiciones para la invasión de esta exótica.

Dicha afirmación se fundamenta también en el hecho de que incluso una de las parcelas de la cronosecuencia (Ligustro 25) que se ubicó más próxima a las permanentes sobre los 700 msnm y más distante del grupo de ligustros, tiene una presencia significativa de la especie en cuestión (117 ind/ha) muy similar a la de *M. alba* (135 ind/ha) y un uso del suelo anterior semejante a Ligustro 15 (cultivos-cítricos), y sin embargo presenta en general una mejor condición en términos de estructura, composición y diversidad que sus semejantes unidades de la cronosecuencia.

Algunos aspectos planteados por autores como Lockwood *et al* (2005) son relevantes de mencionar en este sentido, en términos de la importancia que pueden estar teniendo factores como el tamaño y número de propágulos liberados al ambiente, la diversidad y variabilidad genética, la naturaleza de las interacciones entre la nueva especie exótica y las nativas ya establecidas y el papel de la perturbación en la influencia el éxito del establecimiento. Estos factores de cierta manera han podido incidir en la diferenciación en la dinámica encontrada en particular con esta unidad de muestreo Ligustro 25.

No obstante es necesario también hacer alusión a las limitaciones que puede presentar el hecho de sustituir espacio por tiempo (Pickett, 1988) mediante el uso de la cronosecuencia, más aun cuando se asume que las comunidades solo difieren en la edad y son representativas de las diferentes etapas de sucesión (Foster y Tilman, citado por Juárez, 2014), y como según se presentó en el capítulo 3, los sitios de muestreo en este caso no están temporalmente relacionados de forma lineal y sus historias de formación han sido diferentes (cultivos, cítricos), condiciones que deberían cumplirse según Walker *et al* 2010, citado por (Juárez, 2014). para inferir la dinámica sucesional a corto y mediano plazo.

5.2. Patrones florísticos y trayectorias sucesionales en bosques dominados por nativas y especies exóticas invasoras

5.2.1. Abundancia, área basal y biomasa aérea

Las especies nativas disminuyen el número de individuos a medida que avanza la sucesión y como se mencionó antes, con *M. alba* ha sucedido la misma situación a lo largo del tiempo. En contraste, *L. lucidum* incrementa progresivamente su presencia. En cuanto al área basal en los bosques secundarios dominados por nativas, se presenta una

tendencia al incremento tanto en la exótica invasora *L. lucidum* como en las nativas, mientras que *M. alba* experimenta un decrecimiento hacia la etapa sucesional más avanzada asociado a su incapacidad de regenerar en la sombra y una mortalidad gradual de individuos adultos.

Analizando la dinámica del área basal en los bosques secundarios, respecto al bosque maduro de referencia, se encontró que el valor más alto en este último fue de $32,7\text{m}^2/\text{ha}$ (superior al reportado por Ayarde, 1995 en el nivel local) y que los bosques secundarios de 20 a 26 años alcanzaron el 56% de dicho valor, un poco inferior a lo encontrado en algunos estudios como el de Peña-Claros (2003) o el de Pascarella *et al.* (2000) citado por Chazdon (2007), en los que en los primeros 25 años de regeneración, los bosques secundarios alcanzan el 70% del área basal del bosque maduro. Sin embargo, en las parcelas de la cronosecuencia de ligustros, la unidad de muestreo de sólo 25 años de edad alcanza el 97% del valor de referencia del bosque maduro, con un área basal de $31,75\text{ m}^2/\text{ha}$ en la que *L. lucidum* contribuye con $9,8\text{ m}^2/\text{ha}$.

Al analizar la relación entre área basal y biomasa aérea con la edad, se encontró en ambos casos una tendencia lineal de aumento en las parcelas permanentes de bosque secundario. En bosques tropicales estos dos parámetros aumentan rápidamente en los primeros años de establecimiento (Chazdon *et al.*, 2007; Brown & Lugo, 1990). La relación lineal ha sido también encontrada en estudios como el de Saldarriaga *et al.* (1988) en la parte alta del río Negro, Colombia o de Chazdon *et al.* (2007) en el nordeste de Costa Rica, aunque en muchos otros en contraste, se han identificado incrementos sigmoidales en la acumulación de biomasa aérea (Jepsen, 2006 citado por Chazdon *et al.*, 2007).

En general, los valores de biomasa encontrados en estas parcelas permanentes en selva montana, en algunos casos superan el promedio estimado para la región de las Yungas ($199,7\text{ Mg}/\text{ha}$) por Gasparri *et al.*, 2008 y se aproximan bastante bien al mencionado por Grau *et al.* (2010) de $>400\text{ Mg}/\text{ha}$ en selva montana, con cifras de hasta $316\text{ t}/\text{ha}$ en bosque secundario, y de entre 334 y $459\text{ t}/\text{ha}$ en bosque maduro, y muy similares al estimado en bosques sucesionales andinos de Colombia de $319\text{ t}/\text{ha}$ en promedio (Yepes *et al.*, 2010). La biomasa aérea estimada en bosque secundario de 40 años por Yepes *et al.* (2010) de $218\text{ t}/\text{ha}$ en Colombia, fue también muy similar al estimado en este análisis con un promedio de $242\text{ t}/\text{ha}$.

En general estos valores de área basal y biomasa aérea estimados para la Sierra de San Javier, se encuentran dentro de los reportados para otros sitios del neotrópico (Saldarriaga, 1991; Kappelle *et al.*, 1996; Kennard, 2001; Phillips *et al.*, 2004; King *et al.*, 2005). No obstante frente a la cifra estimada de $1.073,6\text{ t}/\text{ha}$ en la parcela Ligustro 60, se genera incertidumbre sobre el verdadero estado y rapidez con que se da la acumulación de la biomasa aérea en los bosques dominados por *L. lucidum* de mayor edad sucesional, ya que se supera en gran magnitud a los valores promedios reportados a nivel regional.

En cuanto a la relación de abundancia y tiempo de recuperación, pese a que se encuentra en general una tendencia lineal negativa, hay variabilidad al interior de los subgrupos ya que en el bosque maduro y uno de los sitios con mayor tiempo de recuperación, la relación es positiva. La dificultad en la predicción de esta variable ha sido documentada en varios estudios ya que la densidad de individuos es potencialmente

influenciada por una variedad de factores que operan a distintas escalas espaciales y temporales (Chazdon *et al.*, 2007; van Breugel, 2007). Sin embargo en general la abundancia en bosques secundarios es generalmente más alta que en los bosques maduros y por tanto se describe una relación inversa (Saldarriaga *et al.*, 1988; Denslow & Guzmán, 2000).

5.2.2. Trayectorias sucesionales

Los resultados del ordenamiento realizado con el NMDS utilizando la información de las variables abundancia, área basal y biomasa, son consistentes con la hipótesis planteada en el objetivo 2 “*los distintos bosques secundarios experimentan cambios en composición a lo largo de las trayectorias sucesionales y tenderían a una convergencia composicional con el bosque maduro o de referencia*”.

Se encontró que los vectores sucesionales representados por flechas tienden hacia la convergencia con el bosque maduro de referencia (Ladera N+50 y Ladera S+50), pese a que dichos cambios en la composición florística (evaluados por la longitud de los vectores) ocurran de manera diferenciada entre grupos de parcelas, siendo mayores los cambios en el caso de parcelas de la cronosecuencia, y menores en el de la parcela que se encuentra más próxima a los bosques maduros, cuya edad al inicio de las mediciones en 1991 fue de 45 años.

Los mayores cambios en los patrones florísticos ocurren entre las parcelas de Ligustro, principalmente entre las edades de 15 y 25 años. Se encontró que incluso entre las parcelas de bosque maduro o referencia, es decir Ladera N+50 y Ladera S+50, existen ciertas diferencias ya que se observa tendencia de las primeras hacia la composición de las segundas, según los análisis realizados presentan diferencias significativas en sus patrones florísticos y diversidad.

En este sentido, algunos autores reportan que características estructurales como la distribución diamétrica, área basal y biomasa aérea, pueden llegar a parecerse a las del bosque primario durante los primeros 30 a 50 años de la sucesión (Brown & Lugo, 1990; De Walt, 2003), lo cual pareciera estar sucediendo en las parcelas permanentes de mayor tiempo de recuperación.

Así mismo otros estudios plantean que esta aproximación puede diferir enormemente por lo menos durante un siglo, dependiendo de la intensidad del uso previo del suelo (Finegan, 1996; Ferreira & Prance, 1999 citado por Yepes *et al.*, 2010; Guariguata & Ostertag, 2001; De Walt, 2003) lo que habría que continuar analizando en relación a la cronosecuencia de ligustros, ya que si bien la trayectoria sucesional también avanza en dirección al bosque maduro, se ubican bien distantes en el espacio de ordenamiento y se tendría incertidumbre sobre el tiempo que transcurra para que lleguen a parecerse a las características de este bosque maduro.

Los análisis revelaron que las características estructurales evaluadas (área basal y biomasa aérea) aumentaron a medida que avanzó la sucesión acercándose al bosque maduro (valores en la sección 5.2.1.), tendencias que se han registrado en otros procesos sucesionales en regiones del trópico (Saldarriaga, 1991; Kennard, 2001 citados por Yepes *et al.*, 2010), así como también en la misma área de estudio (Grau *et al.*, 2010).

El aumento en estos parámetros en el caso de los bosques secundarios, podría explicarse por la natural acumulación de biomasa en el proceso sucesional, y en los bosques maduros por un aumento en la dinámica reflejada en la elevada tasa de reclutamiento (Grau *et al.*, 2010) -como de *P. tucumanum* en el bosque maduro- y el aporte de los árboles de mayores dimensiones –como *B. salicifolius*, *P. excelsa*, *M. pungens*, *O. porphyria*, que contribuyen en más del 60% de la biomasa en los bosques maduros– quienes desempeñan un papel importante en la tendencia de esta variable, y por ende en el almacenamiento de carbono.

Así mismo en el caso de la exótica intolerante a la sombra (*M. alba*), las tasas de cambio en los índices de similitud respecto al bosque maduro considerando abundancia, área basal y biomasa aérea son comparativamente lentas; mientras que en la especie tolerante a la sombra (*L. lucidum*), los cambios en estas variables se ven acelerados.

5.3. Efecto de las especies exóticas invasoras sobre tasas de cambio en la similitud con el bosque maduro

Las comparaciones de las tasas de cambio en la similitud considerando abundancia, área basal y biomasa, apoyan la hipótesis planteada en el objetivo 3 pues se encuentra que el efecto de estas especies es diferencial entre *L. lucidum* y *M. alba* siendo mucho mayor el de la primera de ellas, principalmente cuando alcanza niveles altos de abundancia influyendo en las tasas de convergencia o similitud con el bosque maduro.

5.3.1. Índices de similitud y tasas de cambio

Partiendo del supuesto de la existencia de una cronosecuencia en la que las distintas edades de los bosques serían representativas de una trayectoria temporal, a diferencia de las remediciones de parcelas permanentes donde el cambio es efectivamente medido, se encontró que el mayor cambio en el índice de similitud en cuanto a abundancia (composición florística) se da en el primer periodo de las parcelas de cronosecuencia de ligustro, es decir el que comprende los 17 años (con una tasa anual en el índice de similitud de 61%), y así mismo es este grupo de parcelas el que registra la menor variación del índice en el segundo periodo (0.08% en los siguientes 28 años).

En relación a la biomasa aérea, también la cronosecuencia es la que presenta la mayor tasa de cambio en el primer periodo (12,52%) la cual aumenta considerablemente en términos absolutos (-26,87%) pero se hace más disímil del bosque maduro. Los cambios en área basal y biomasa durante la sucesión, parecen ser mucho más predecibles (no tanto en parcelas de Ligustro) que la abundancia dado que ésta depende en sus inicios, de las especies que son capaces de colonizar el sitio, y por tanto esta etapa estaría dominada por unas pocas especies (Finegan, 1996).

Respecto también a estas dos variables, diversos estudios han reportado que las tasas de acumulación de biomasa son mucho más altas durante los primeros 20 años de la sucesión que en los años siguientes (Saldarriaga *et al.*, 1988; Feldpausch, 2004 citado por van Breugel, 2007; Chazdon *et al.*, 2007). Así mismo al comparar bosques

secundarios originados en pastizales o cultivos agrícolas abandonados, se observa que las tasas de cambio en los primeros son más bajas que en los segundos, debido al aislamiento de fuentes de propágulos y por tener suelos severamente degradados (Nepstad *et al.*, 1991).

En la parcela donde domina *M. alba* a lo largo de todo el periodo, se observa que las tasas de cambio anual disminuyen a medida que esta especie es menos abundante y dominante, y es justamente en los años 2006 y 2011 cuando su población se ve reducida en un 25% y 45% respectivamente, lo que coincide con menores cambios en los índices de similitud con el bosque maduro.

En condiciones normales, esta situación de altas densidades en un sitio particular podría tener como resultado una alta mortalidad debido a factores dependientes de la densidad como la competencia o ataque de patógenos específicos (Castello *et al.*, 1995; Toyohara & Fujihara, 1998 citados por van Breugel, 2007), pero como se ha discutido previamente el efecto a largo plazo de la exótica invasora *L. lucidum* en algunos bosques de las Yungas, es aún desconocido, por lo que la variación en las tasas de cambio podría ser en gran parte explicada por las diferencias interespecíficas en sus tasas demográficas, de acuerdo a lo señalado por van Breugel (2007) sobre las especies dominantes o a la influencia de la historia pasada de los campos abandonados en las especies involucradas en el reemplazamiento (Bazzaz, 1968; Myster & Pickett, 1994) ya que se ha mostrado una relación importante entre la tasa sucesional y las condiciones de abandono del sitio.

Por último al analizar la relación entre abundancia y biomasa aérea se encuentra tendencia negativa en los bosques con menos tiempo de recuperación, lo que coincide con lo encontrado también en Porce (Colombia) al relacionar estas mismas variables (Yepes *et al.*, 2010). Este resultado es coherente con el desarrollo sucesional de los bosques donde las primeras etapas se caracterizan por presentar mayor densidad de individuos y bajos valores de biomasa aérea en relación con los de bosques primarios (Aide *et al.*, 1995).

Por el contrario las parcelas con mayor tiempo de recuperación describen una tendencia positiva con niveles de abundancia intermedios, y los más altos de biomasa aérea (p.e bosque maduro). En el caso de las parcelas de la cronosecuencia por su situación particular de dominancia de *L. lucidum*, las abundancias son sumamente altas en las primeras etapas de sucesión (por efecto de la exótica invasora), y también lo son los valores de biomasa aérea sobre todo en la segunda etapa analizada por lo que no es posible identificar claramente una tendencia (por la clara influencia de Ligustro 60).

5.3.2. Área basal de las especies exóticas invasoras y tasas de cambio sucesionales

Los resultados de este análisis son consistentes parcialmente con la hipótesis planteada para el objetivo 4 “La tasa de cambio florístico hacia la composición del bosque maduro se correlacionaría negativamente con el área basal de *L. lucidum* y *M. alba*”, ya que efectivamente respecto a la dominancia de *L. lucidum* se identificó la existencia de correlación negativa ($p < 0,05$) con las tasas de cambio en los índices de similitud, pero no así en el caso de *M. alba*. Así mismo el efecto de la dominancia de la primera especie se da solo en las parcelas de la cronosecuencia y no en las parcelas

permanentes, lo que indica que solo cuando alcanza niveles altos de abundancia influye sobre estas tasas de cambio sucesionales.

De esta manera puede concluirse que encontramos un moderado apoyo a la hipótesis planteada en base a lo hallado en las parcelas de la cronosecuencia de ligustros, pese a que en sentido estricto no se analizan en este caso las tasas de cambio en los índices de similitud, sí es posible concluir la existencia de una correlación negativa en estas parcelas dominadas por ligustro en las que a medida que incrementa el área basal (dominancia) de esta especie, disminuye la similitud en estas unidades y las del bosque maduro de referencia a nivel de subparcela

CAPÍTULO 6. CONCLUSIONES GENERALES

1. Las especies exóticas juegan un papel importante en la sucesión de nuevos bosques periurbanos, en este caso es principal el de *L. Lucidum*
2. En el estudio se encontró que *L. lucidum* tiene un claro efecto negativo sobre la diversidad en los bosques donde presenta alta densidad de individuos⁽⁸⁾, en este caso la “cronosecuencia”. Por el contrario, *M. alba* no tiene efectos sobre la diversidad aún en los bosques donde tiene y ha tenido abundancias altas como 198 individuos en 1991 en parcelas permanentes (8,64% del total de ese año) o 209 individuos en 2009 en parcelas de la cronosecuencia (14,38% del total).
3. Pese a las dinámicas y procesos que determinan la sucesión ecológica de los bosques secundarios dominados por especies nativas, todas estas unidades de muestreo analizadas muestran una convergencia hacia la composición florística del bosque maduro (con base en índices de similitud en abundancia, área basal y biomasa aérea) cuya rapidez en el cambio está determinada fundamentalmente por la etapa sucesional en que se encuentran. En bosques dominados por *L. lucidum*, la tasa de cambio en el índice de similitud con el bosque maduro es acelerada (61% anual) durante la primera etapa de la sucesión (considerando principalmente abundancia), pero luego se ralentiza, registrando tasas inferiores a 2% anual.

Esta situación deberá ser analizada de manera específica, ya que si bien se identifica que los bosques dominados por ligustro avanzan hacia la convergencia con el bosque maduro, -como lo hacen los bosques secundarios dominados por nativas-, el tiempo que dicho proceso demande podría ser demasiado y tener más complejas implicaciones para los estos ecosistemas. Al contrario la biomasa aérea tuvo tasas de cambio en el índice de similitud con el bosque maduro que aumentaron en el segundo periodo de análisis (incremento de 14%), sin embargo es fundamental validar el valor estimado de biomasa aérea por hectárea en las parcelas de mayor tiempo de recuperación dominadas por *L. lucidum*, ya que es bastante alto (1.073 t/ha) y pudo inferir en el resultado obtenido.

4. El uso de dos enfoques metodológicos distintos, uno basado en *cronosecuencias* y el otro en *parcelas permanentes*, permite describir procesos sucesionales de manera complementaria, uno a través de la sustitución del tiempo por el espacio (Omacini *et al.*, 2005) a partir de la observación simultánea de parcelas de las cuales se infiere, tienen diferente edad sucesional, y el otro mediante el estudio a largo plazo de la sucesión en parcelas permanentes. A partir de los resultados obtenidos, se concluye que ambos enfoques son muy útiles y se complementan adecuadamente para este tipo de estudios, y pueden contribuir a identificar patrones de cambio sucesional para predecir la dirección de la sucesión, como en este caso de los bosques dominados por las exóticas invasoras más abundantes en la Sierra de San Javier. Sin embargo, las limitaciones de los estudios de cronosecuencia por su

⁸ 837 individuos en total registrados en las parcelas de la cronosecuencia en 3 ha –área total de las 4 unidades de muestreo.

posible incumplimiento de los supuestos de sustitución de tiempo por espacio, no deben ignorarse.

5. Algunas consideraciones metodológicas como el uso de las subparcelas como réplicas, limitan la generación de información que cumplan con todos los requerimientos exigidos por una técnica de análisis particular (p.e la homocedasticidad, normalidad para regresión), ya que no son muestras independientes. En este sentido, ciertos análisis tuvieron la intención de describir cuantitativamente la relación existente entre las variables, aunque reconociendo que no se cumplían los supuestos requeridos.
6. El estudio contribuye a analizar desde el punto de vista estructural, las dinámicas y los efectos diferenciados que pueden tener sobre la sucesión especies exóticas invasoras con comportamientos contrastantes (como tolerancia o no a la sombra del bosque establecido) y que comparten un mismo espacio ecosistémico. Así mismo aporta elementos a las discusiones científicas que se dan sobre la idea de prevalencia de las invasoras sobre las nativas, ya que en este caso se muestran resultados bien diferenciados sobre los efectos que están teniendo sobre la diversidad y la sucesión secundaria, las dos especies analizadas, *L. lucidum* y *M. alba*. El efecto (o su ausencia) de las especies exóticas sobre la composición, estructura y diversidad de los bosques secundarios depende mucho del tipo de especie exótica, en particular de su capacidad de regeneración en la sombra y de su fenología foliar. Especies perennifolias con capacidad de regenerar en el sotobosque, aquí representado por *L. lucidum*, pueden tener un efecto dramático sobre la diversidad de especies; mientras que especies caducifolias e intolerantes a la sombra, tendrían un efecto mucho menor y transitorio.

RECOMENDACIONES

1. Es necesario profundizar en análisis de patrones regionales de invasión para determinar el efecto que está teniendo principalmente *L. lucidum* a una escala geográfica más amplia.
2. Avanzar en la caracterización de la especie exótica dominante, particularmente identificando modos de reproducción, dispersión y presión de propágulos estableciendo rutas por donde llegan, número de vectores, distancia entre lugar de origen y posibles destinos, de acuerdo a análisis de probabilidad de que la especie pueda invadir exitosamente un ambiente particular. Es clave establecer cómo varía la relación entre la presión de propágulos y la probabilidad de establecimiento de la especie invasora a través por ejemplo de curvas de saturación (dosis - respuesta).
3. La situación particular de *O. porphyria* frente a la dinámica dominante de *L. lucidum*, debe ser valorada y analizada a la luz de la trayectoria sucesional que se da en este tipo de bosques, pues es interesante encontrar que de alguna manera esta especie ha logrado superar las restricciones impuestas por esta especie exótica sumamente dominante, en aspectos estructurales como abundancia, frecuencia y área basal (altos valores de IVI en la sucesión).

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Aide, T. M., Zimmerman, J., Pascarella, J., Rivera, L., & Marcano-Vega, H. (2000). Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8, 328-338.
- Aide, T., Clark, M., Grau, H., López-Carr, D., Levy, M., Redo, D., y otros. (2013). Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 45 (2), 262-271.
- Aide, T., Zimmerman, J., Rosario, M., & Marcano, H. (1996). Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 28 (4a), 537-548.
- Andreu, J., & Vilá, M. (2008). Coste de la eliminación de plantas invasoras en España. En M. Vilá, F. Valladares, A. Traveset, L. Santamaria, & P. Castro, *Invasiones Biológicas. Colección Divulgación* (págs. 207-210). Madrid, España: Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Aragón, R. (2000). Especies exóticas como recursos para las aves en bosques secundarios de las Yungas. . En H. Grau, & R. (. Aragón, *Árboles exóticos de las Yungas Argentinas*. (págs. 21-35). LIEY-UNT.
- Aragón, R., & Groom, M. (2003). Invasion by *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) in NW Argentina: early stage characteristics in different habitat types. . *Biología Tropical* 51 (1), 59-70.
- Aragón, R., & Morales, J. (2003). Species composition and invasion in NW Argentinian secondary forests: Effects of land use history, environment and landscape. *Journal of Vegetation Science* 14, 195-204.
- Ayarde, H. (1995). Estructura de un sector de selva pedemontana. Reserva Fiscal Parque La Florida, Tucumán (Argentina). En A. Brown, & H. Grau, *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña* (págs. 69-78). Horcomolle, Tucumán: Universidad Nacional de Tucumán.
- Ayup, M., Montti, L., Aragon, R., & Grau, H. (2014). Invasion of *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) in the southern Yungas: Changes in habitat properties and decline in bird diversity. *Acta Oecologica* , 72-81.
- Balaguer, L. (2004). Las Plantas Invasoras ¿El Reflejo de una Sociedad Crispada o una Amenaza Científicamente Contrastada? *Historia Natural* 5, 32-41.
- Baptiste, M., Castaño, N., D, C., Gutierrez, F. d., Gil, D., & Lasso, C. (2010). *Análisis de Riesgo y Propuesta de Categorización de Especies Introducidas para Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Bazzaz, F. (1968). Succession on abandoned fields in the Shawnee hills, Southern Illinois. *Ecology* 49, 924-936.
- Brand, K., & Matthews, S. (2005). *Programa Mundial sobre Especies Invasoras-GISP*.
- Brook, B., Sodhi, N., & Bradshaw, C. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. . *Trends in Ecology and Evolution* 23 (8), 453-460.
- Brown, A. (1995). Las selvas de montaña del noroeste de Argentina: problemas ambientales e importancia para su conservación. En A. Brown, & H. (. Grau, *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña* (págs. 9-18). Horco Molle, Tucumán, Argentina: LIEY – Universidad Nacional de Tucumán.
- Brown, A., & Malizia, L. (2004). Las selvas pedemontanas de las Yungas. *Ciencia Hoy* 14 (83), 52-63.

- Brown, A., Grau, A., Lomáscolo, T., & Gasparri, N. (2002). Una estrategia de conservación para las selvas subtropicales de montaña (Yungas) de Argentina. *Ecotropicos* 15 (2), 147-159.
- Brown, A., H.R. G., L.R. M., & Grau, A. (2001). Bosques Nublados de Argentina. En M. B. Kapelle, *Bosques Nublados del Neotrópico* (págs. 623-659). Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad, INBIO.
- Brown, S., & Lugo, A. (1990). Tropical Secondary Forests. *Journal of Tropical Ecology*. Vol. 6, 1-32.
- Cabrera, A. (1971). *Fitogeografía de la República Argentina*. . Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica. Volumen XIV (1-2).
- Carilla, J., & Grau, R. (2011). Tendencias sucesionales de los bosques montanos subtropicales del noroeste argentino. *Bosque* 32, 97-111.
- Cayuela, L. (2010). *Análisis Multivariante*. Andalucía, España: EcoLab. Centro Andaluz de Medio Ambiente.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M., Chambers, J., Eamus, D., y otros. (2005). The allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecología* 145, 87-99.
- Chave, J., Muller-Landau, H., Baker, T., Easdale, T., Ter Steege, H., & Webb, C. (2006). Regional and phylogenetic variation in woody density across 2456 neotropical tree species. . *Ecological Applications* 16 (6), 2356-2367.
- Chazdon, R. (2008). Beyond Deforestation: Restoring Forests and Ecosystem Services on Degraded Lands. *Science* 320 (5882), 1458-1460.
- Chazdon, R., Letcher, S., van Breugel, M., Martinez-Ramos, M., & Bongers, F. F. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical transactions of the Royal Society* 362, 273-289.
- Chazdon, R., Peres, C., Dent, D. S., Lugo, A., Lamb, D., Stork, N., y otros. (2009). The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, 1-12.
- Clemente, M. (2006). Especies invasoras: un problema por resolver. En C. d. Ambiente, *La gestión de las especies exóticas invasoras en Andalucía: Situación y líneas de acción* (págs. 39-43). Junta de Andalucía.
- Daehler, C. (2003). Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Ecol. Evol. Syst* 34 , 183-211.
- Davis, M., Grime, J., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 528-534.
- Denslow, J., & Guzmán, S. (2000). Variation in stand structure, light and seedlings abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama . *Journal of Vegetation Science* , 201-212.
- Dent, D., DeWalt, S., & Denslow, J. (2012). Secondary forest of central Panama increase in similarity to old-growth forest over time in shade tolerant but not species composition. *Journal of Vegetation Science* , 1-13.
- DeWalt, S., Maliakal, S., & Denslow, J. (2003). Changes in vegetation structure and composition along a tropical chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* 182, 139-151.
- Dirzo, R., & Raven, P. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Resourc.* 28, 137-167.

- Duncan, R. (1989). An evaluation of errors in tree age estimates based on increment cores in Kahikatea (*Dacrycarpus dacrydioides*). *New Zealand Natural Sciences* 16: 31-37. *Natural Sciences* 16, 31-37.
- Easdale, T. (2007a). *Comparative morphologies and life histories amongst montane tree species in north-western Argentina*. Ph.D. Thesis, University of Wales, Bangor, UK.
- Easdale, T., Healey, J., Grau, H., & Malizia, A. (2007). Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *Journal of Ecology* 95, 1234-1249.
- FAO. (2011). *Situación de los bosques del mundo (2011)*. Roma: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *CATIE. Tree*, 119-124.
- Gasparri, N., Grau, H., & Manghi, E. (2008). Carbon pools and emissions from deforestation in extra-tropical forests of Northern Argentina between 1900 and 2005. *Ecosystems* 11, 1247-1261.
- Geist, H., & Lambin, E. (2002). Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *Bioscience* 52 (2). *ProQuest Biology Journals*, 143.
- Gemerden, B. S., & Olff, H. (2003). Recovery of conservation values in central African rain forest after logging and shifting cultivation. *Biodiversity and Conservation* 12, 1553-1570.
- Godínez-Ibarra, O., & López-Mata, L. (2002). Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica* 73 (2) , 283-314.
- Gotelli, N. J., & Colwell, R. (2011). Estimating species richness. . En A. E. Magurran, & B. (. McGill, *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. E.U.A.: Oxford University Press.
- Grau H, R. (2005). Dinámica de bosques en el gradiente altitudinal de las Yungas Argentinas. . En M. Arturi, J. Frangi, & J. (. Goya, *Ecología y Manejo de los Bosques Argentinos*. (págs. 2-30). Universidad Nacional de La Plata. .
- Grau, H., & Aide, M. (2008). Globalization and land-use transitions in Latin America. *Ecology and Society* 13 (2), 16.
- Grau, H., & Aragón, R. (2000). Árboles Invasores de la Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. En H. Grau, & R. (. Aragón, *Árboles exóticos de las Yungas Argentinas* (págs. 5-20). LIEY-Universidad Nacional de Tucumán.
- Grau, H., Aide, T., Zimmerman, J., Thomlinson, J., Helmer, E., & Zou, X. (2003). The ecological consequences of socioeconomic and land-use changes in postagriculture Puerto Rico. *Bioscience* 53 (12), 1159-1168.
- Grau, H., Arturi, M., Brown, A., & Aceñolaza, P. (1997). Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forests. *Forest Ecology and Management*, 161-171.
- Grau, H., Easdale, T., & Paolini, L. (2003a). Subtropical dendroecology - dating disturbances and forest dynamics in northwestern Argentina montane ecosystems. *Forest Ecology and Management* 177, 131-143.
- Grau, H., Gasparri, N., Morales, M., Grau, A., Araoz, E., Carilla, J., y otros. (2007b). Regeneración ambiental en el noroeste argentino. Oportunidades para la conservación y restauración de ecosistemas. *Ciencia Hoy* 17 (100), 46-60.

- Grau, H., Hernández, M., Gutierrez, J., Gasparri, I., Casavecchia, M., Flores—Ivaldi, E., y otros. (2008a). A Peri-Urban Neotropical Forest Transition and its consequences for environmental services. *Ecology and Society* 13 (1), 35.
- Grau, H., Paolini, L., Malizia, A., & Carilla, J. (2010). Distribución, estructura y dinámica de los bosques de la Sierra de San Javier (Tucumán, Argentina). En G. H.R., *Ecología de un gradiente natural-urbano. Ecología de una interfase natural-urbana. La Sierra de San Javier y el Gran San Miguel de Tucumán* (págs. 33-50).
- Grau, H., Pérez, M., Martinuzzi, S., Encarnación, X., & T.M., A. (2007a). Cambios socioeconómicos y regeneración del bosque en la República Dominicana. En M. González-Espinosa, J. Rey-Benayas, & N. (. Ramírez-Marcial, *Restauración de bosques en América Latina* (págs. 211-227). Distrito Federal, México: Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas (FIRE). Mundi-Prensa México.
- Guariguata, M., & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 185-206.
- Guariguata, M., & Ostertag, R. (2002). Sucesión secundaria. En M. Guariguata, & G. (. Kattan, *Ecología de bosques neotropicales* (págs. 591-623). Cartago, Costa Rica: Editorial Tecnológica.
- Guariguata, M., Chazdon, R., Denslow, J., Dupuy, J., & Anderson, L. (1997). Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland. *Plant Ecology* 132, 107-120.
- Gutiérrez, J., & Grau, H. (2014). Assessment of swaps and persistence in land cover changes in a subtropical periurban region, NW Argentina. *Landscape and Urban Planning* 127, 83-93.
- Hammer, O., Harper, D., & Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4 (1), 1-9.
- Hill, M. (1973). Diversity and Evenness: a Unifying Notation and Its Consequences. . *Ecology* 54, 427-432.
- Inter American Biodiversity Information Network-. (2010). I3N Argentina Invasives Information Network.
- INTI-CITEMA. (2007). Recuperado el 17 de Noviembre de 2013, de Listado de densidades secas de maderas. Buenos Aires, Argentina.: http://www.inti.gov.org.ar/citema/densidad_cientifico.pdf
- Izquierdo, A. E., de Angelo, C., & Aide, M. (2008). Thirty years of human demography and land-use change in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina: an evaluation of the forest transition model. *Ecology and Society* 13 (2), 3.
- Japkowicz, N., & Shah, M. (2011). *Evaluating Learning Algorithms: A classification perspective*. Cambridge University Press.
- Juárez, M. (2014). *Dinámica sucesional en un palmar antropizado del sur de Veracruz*. Xalapa, Veracruz: Universidad Veracruzana. Centro de Investigaciones Tropicales.
- Kraker-Castañeda, C., & Cobar-Carranza, A. (2011). Uso de rarefacción para comparación de la riqueza de especies: el caso de las aves de sotobosque en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Guatemala. *Naturaleza y Desarrollo* 9 (1), 60-70.
- Lamprecht, H. (1962). Ensayo sobre unos métodos para el análisis estructural de bosques tropicales. *Acta Científica Venezolana* 13 (2), 57-65.
- Lamprecht, H. (1990). *Silvicultura en los trópicos: Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas – posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido-. Trad. A Carrillo. . Eschborn, República Federal de Alemania: GTZ.*

- Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity and similarity among multiple communities. *Oikos* 76, 5-13.
- Letcher, S., & Chazdon, R. (2009). Rapid Recovery of Biomass, Species Richness, and Species Composition in a Forest. *Biotropica* 41 (5), 608-617.
- Levine, J. (2000). Diversity and Biological Invasions: Relating process to community pattern. *Science* 288 (5467), 852-854.
- Lichstein, J., Grau, H., & Aragón, R. (2004). Recruitment limitation in secondary forests dominated by an exotic tree. *Journal of Vegetation Science* 15, 721-728.
- Lockwood, J., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 223-228.
- Lorente, I., Gamó, D., Gómez, J., Santos, R., Flores, L., Camacho, A., y otros. (2004). Los efectos biológicos del cambio climático. *Ecosistemas* 13 (1). *Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente*, 103-110.
- Lozada, J., & Arends, E. (2000). Clasificación ecológica de especies arbóreas, con fines de aprovechamiento forestal, en la Estación Experimental Caparo. *Forestal Venezolana* 44 (1), 81-91.
- Mack, M., & D Antonio, C. (1998). Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Evolution* 13, 195-198.
- Mack, R., Simberloff, D., Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 689-710.
- Magurran, A. (2004). Measuring Biological Diversity. En A. (. Magurran, *Diversity space (and time)* (págs. 162–184). Malden, MA: Blackwell Science Ltd.
- Martínez, E., Roig, F., & Cabido, M. (2003). *Ligustrum lucidum* (Oleaceae), neófita en bosques naturales y parques artificiales de América Latina. . XXIX Jornadas Argentinas de Botánica & XV Reunión Anual de la Sociedad Botánica de Chile. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 38 (supl).
- Martínez-Ramos, M., & Alvarez-Buylla, E. (1988). Trefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76, 700-716.
- Martínez-Ramos, M., & García-Orth, X. (2007). Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 080 (Suplemento), 69-84.
- Martori, J. (2008). *La incorporación del espacio en los métodos estadísticos: autocorrelación espacial y segregación*. Barcelona, 26-30 de Mayo: X Coloquio Internacional de Geocrítica.
- McCune, B., & Grace, J. (2002). *Analysis of Ecological Communities*. Gleneden Beach Oregon 97388: MjM Software Design.
- MEA, M. E. (2005). *Ecosystems and Human Well-being. Biodiversity Synthesis*. Washington D.C.: World Resources Institute .
- Meiners, S., Pickett, S., & Cadenasso, M. (2001). Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land. *Ecography* 24, 633-644.
- Meiners, S., Pickett, S., & Cadenasso, M. (2002). Exotic plant invasions over 40 years of old field successions: community patterns and associations. *Ecography* 25, 215-223.
- Montaldo, N. (2000). Éxito reproductivo de plantas ornitócoras en un relicto de selva subtropical en Argentina. *Chil.Hist. Nat* 73 (3), 511-524.
- Morales, J., Sirombra, M., & Brown, A. (1995). Riqueza de árboles en las Yungas argentinas. En A. Brown, & H. (. Grau, *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña* (págs. 163-174). LIEY – Universidad Nacional de Tucumán.

- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza, España: M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1.
- Moreno-Casasola, P., & López, H. (2009). Muestreo y análisis de la vegetación de humedales. En P. Moreno-Casasola, & B. W. (eds), *Breviario para Describir, Observar y Manejar Humedales. RAMSAR-INECOL-CONANP-US Fish and Wildlife Service-US State Department* (pág. 219). Xalapa, Veracruz.
- Myster, R., & Pickett, S. (1994). A comparison of rate of sucesion over 18 yr in 10 contrasting old fields. *Ecology* 75(2), 387-392.
- Naeem, S., Knops, J., Tilman, D., Howe, K., Kennedy, T., & Gale, S. (2000). Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91, 97-108.
- Nepstad, D., Uhl, C., & Serrao, E. (1991). Recuperation of a degraded amazonian landscape forest recovery and agricultural restoration . *Ambio* 20, 248-255.
- Norden, N., Chazdon, R., Chao, A., Jiang, Y., & Vilchez-Alvarado, B. (2009). Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters* 12, 385-394.
- Ojasti, J. (2001). *Estudio sobre el estado actual de las especies exóticas. Estrategia Regional de Biodiversidad para los países del Trópico Andino* . Caracas, Venezuela: Comunidad Andina- Banco Interamericano de Desarrollo .
- Omacini, M., Tognetti, P., Trebino, H., & Chaneton, E. (2005). La sucesión postagrícola en la Pampa Interior: invasión y dominancia de plantas exóticas durante los primeros 20 años. En I. CONICET, *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas: Un homenaje a Rolando J.C León* (págs. 215-234). Buenos Aires, Argentina.
- Orellana, J. (2009). *Determinación de índices de diversidad florística arbórea en las parcelas permanentes de muestreo del valle de Sacta* . Cochabamba-Bolivia.: Universidad Mayor de San Simón. .
- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). (2011). *Situación de los bosques del mundo*. Roma, Italia.
- Organización Internacional de las Maderas Tropicales. (2002). *Directrices de la OIMT para la restauración, ordenación y rehabilitación de bosques tropicales secundarios y degradados. Serie de Políticas Forestales N° 13*.
- Otero, J., & Sánchez, B. (2012). *Regresión Cuantílica: Estimación y Contrastes. U.A.M.D.T. N° 21*. Madrid: Instituto L.R. Klein - Centro Gauss. Universidad Autónoma de Madrid.
- Parés-Ramos, I. K., Gould, W., & Aide, T. (2008). Agricultural abandonment, suburban growth, and forest expansion in Puerto Rico between 1991 and 2000. *Ecology and Society* 13 (2), 1.
- Pellerin, S., Mercure, M., Desaulniers, A., & Lavoie, C. (2008). Changes in plant communities over three decades on two disturbed bogs in southeastern Québec. *Applied Vegetation Science*, 107-118.
- Peña-Claros, M. (2003). Changes in Forest Structure and Species Composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*, 450-461.
- Peterson, A. (2003). Predicting the geography of specie's invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology* 78 (4), 419-433.
- Pickett, S., Collins, S., & Armesto, J. (1987). Models, Mechanisms and Pathways of Succession. *Botanical Review* Vol 53. N° 3, 335-371.
- Pino, J., Gassó, N., Vilá, M., & Sol, D. (2008). Regiones y hábitats más invadidos. En M. Vilá, F. Valladares, A. Traveset, L. Santamaria, & P. Castro, *Invasiones Biológicas*.

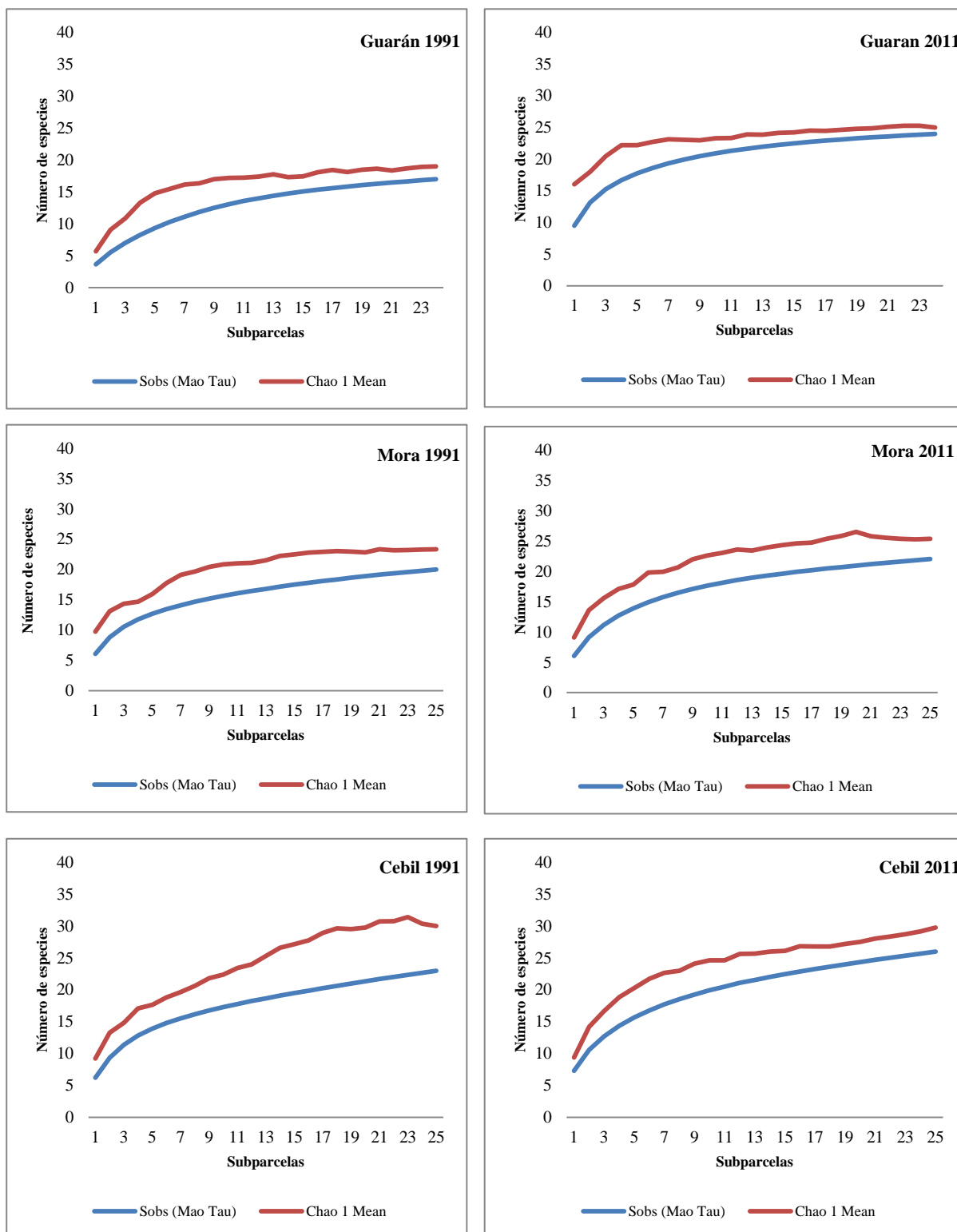
- Colección Divulgación* (págs. 41-51). Madrid, España: Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Pla, L. (2006). Biodiversidad: inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia* 31 (8), 538-590.
- Rangel-CH, J., & C., L. (1986). Un perfil de vegetación entre La Plata (Huila) y el volcán Puracé. *Caldasia* 14 (68-70), 533-547.
- Rodríguez, J. (2001). La amenaza de las especies exóticas para la conservación de la biodiversidad suramericana. *INCI* 26 (10), 479-483.
- Rudel, T. K., Bates, D., & Machinguishi, R. (2002). A tropical forest transition? Agricultural change, outmigration, and secondary forests in the Ecuadorian Amazon. *Annals of the Association of American Geographers* 92, 87-102.
- Saldarriaga, J., West, D., & Tharp, M. (1988). *Forest succession in the upper Río Negro of Colombia and Venezuela*. Estados Unidos: Environmental Sciences Division. Publication N° 2822.
- Schluter, D., & Ricklefs, R. (1993). Species diversity: an introduction to the problem. En R. Ricklefs, & D. (. Schluter, *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (págs. 1-12). Chigago: The University of Chigaco Press.
- Sesma, P., Guido, E., & Puchulu, M. (2010). Geología de la ladera oriental de la Sierra de San Javier, soporte físico para la gestión territorial. En H. Grau, *Ecología de una interfase natural-urbana. La Sierra de San Javier y el Gran San Miguel de Tucuman* (págs. 19-34). San Miguel de Tucuman: Universidad Nacional de Tucuman.
- Shea, K., & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17(4) , 170-176.
- Sher, A., & Hyatt, L. (1999). The disturbed resource-flux invasion matrix: a new framework for patterns of plant invasion. *Biological Invasions* 1, 107-114.
- Smith, J., Sabogal, C., de Jong, W., & Kaimowitz, D. (1997). *Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina*. CIFOR. Indonesia.
- Strayer, D., Eviner, V., Jeschke, J., & Pace, M. (2006). Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21 (11), 645-651.
- Tognetti, P., Chaneton, E., Omacini, M., Trebino, H., & León, R. (2010). Exotic vs. native plant dominance over 20 years of old-field succession on set-aside farmland in Argentina. *Biological Conservation* 143, 2494-2503.
- UICN. (2010). *Global Invasive Species Database –GISD-Invasive Species Specialist Group*.
- van Breugel, M. (2007). *Dynamics of secondary forests*. Michoacán, Mexico: Wageningen University - Centro de Investigaciones en Ecosistemas.
- Vilá, M., Valladares, F., Traveset, A., Santamaría, L., & Castro, P. (2008). *Invasiones Biológicas. Colección Divulgación*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid. : Cyan, Proyectos y Producciones editoriales S.A. .
- Villalba, R. (1995). Estudios dendrocronológicos en la Selva Subtropical de Montaña, implicaciones para su conservación y desarrollo. En A. Brown, & H. (. Grau, *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña* (págs. 59-68). LIEY- Universidad Nacional de Tucumán .
- Villalba, R., Grau, H., Boninsegna, J.A, & Ripalta, A. (1998). Intensificación de la circulación atmosférica meridional en la región subtropical de América del Sur inferida a partir de registros dendroclimatológicos. *Etudes andines* 27 (3), 565-579.
- Villarreal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., y otros. (2006). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Instituto de

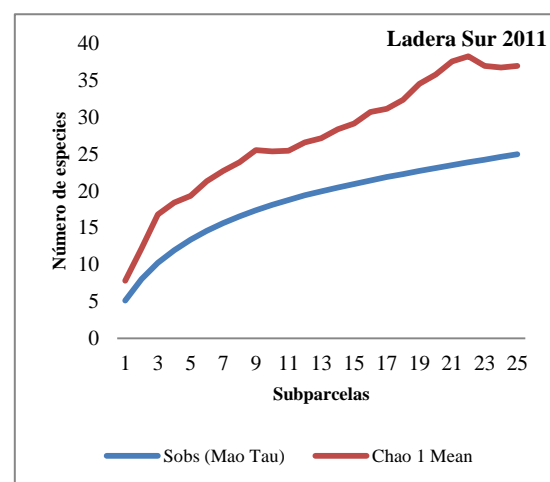
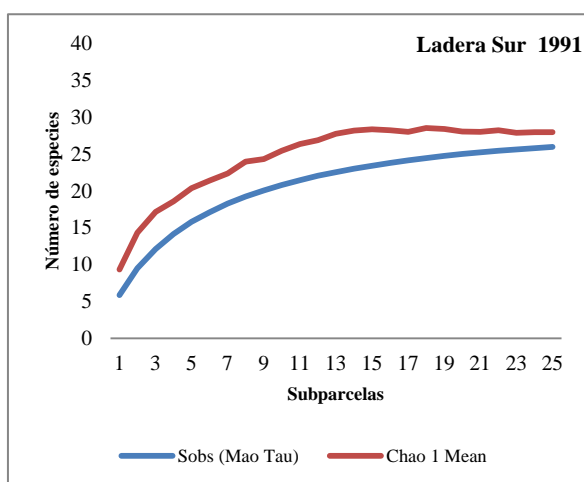
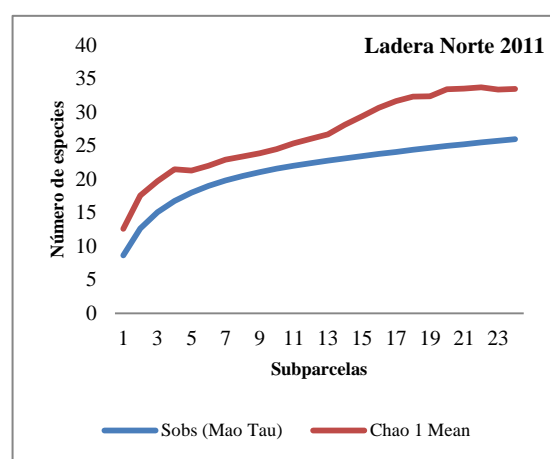
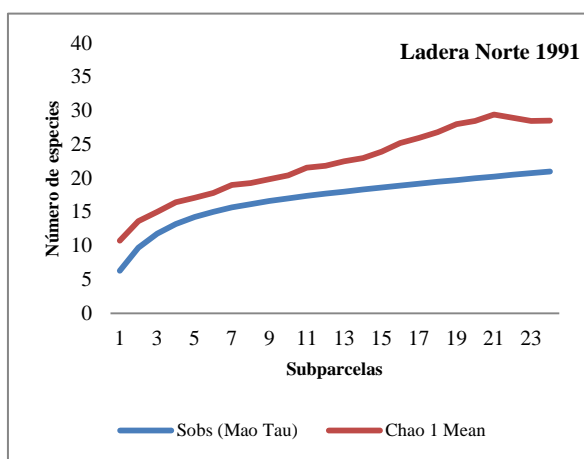
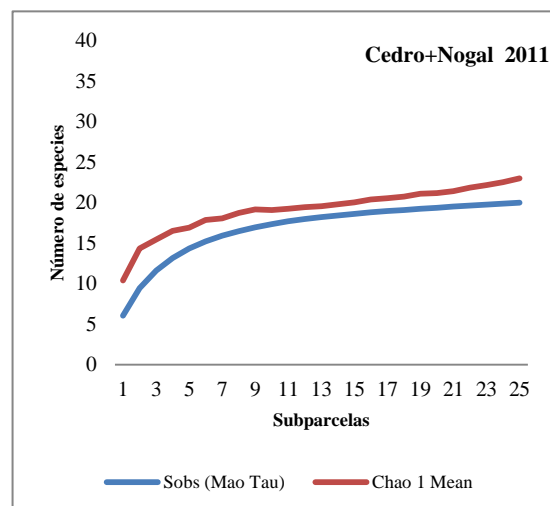
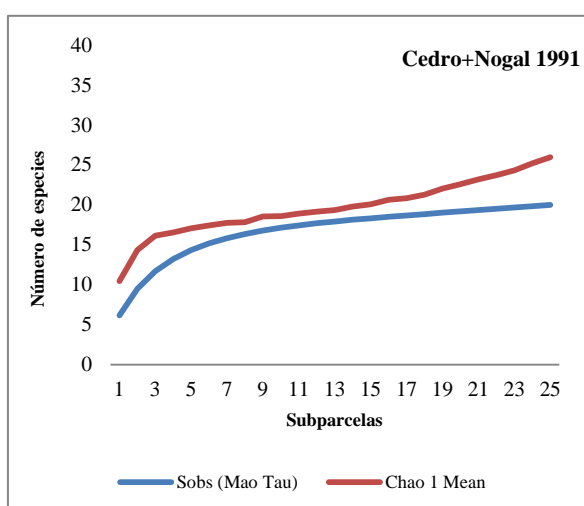
- Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt*. Bogotá, Colombia: Programa de Inventarios de Biodiversidad.
- Vitousek, P., D Antonio, C., Loope, L., Rejmánek, M., & Westbrooks, R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21 (1) , 1-16.
- Whittaker, R. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21, 213-251.
- Wiegand, T., & Moloney, K. A. (2004). Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 209-229.
- Wiegand, T., Jeltsch, F., Hanski, I., & Grimm, V. (2003). Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos*, 209-222.
- Yepes, A., del Valle, J., Jaramillo, S., & Orrego, S. (2010). Recuperación estructural en bosques sucesionales andinos de Porce (Antioquia, Colombia). *Biología Tropical* 58(1), 427-445.
- Yurkonis, K., Meiners, S., & Wachholder, B. (2005). Invasion impacts diversity through altered community dynamics. *Journal of Ecology*, 1053-1061.
- Zamora, L., Montti, L., Grau, H., & Paolini, L. (2014). Efectos de la invasión del ligustro, *Ligustrum lucidum*, en la dinámica hídrica de las Yungas del noroeste Argentino. *Bosque* 35 (2), 195-205.
- Zarco-Espinosa, V., Valdez-Hernández, J., Angeles-Perez, G., & Castillo-Acosta, O. (2010). Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del parque estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia* 26 (1), 1-17.
- Zuloaga, M. S. (2010). *Efecto del fuego sobre la germinación y el banco de semillas de bosques templados del occidente de México*. Tesis doctoral Ecología y Manejo de Recursos Naturales. Xalapa, Veracruz, México: Instituto de Ecología A.C.

Anexo 1. Datos dendrocronología - parcelas permanentes y cronosecuencia de ligustro

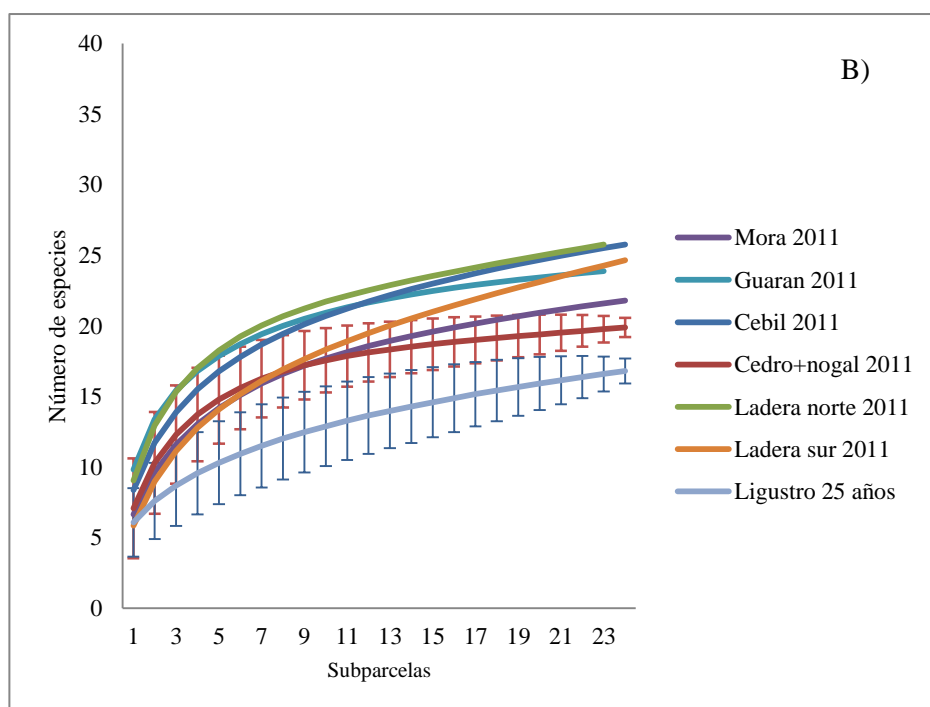
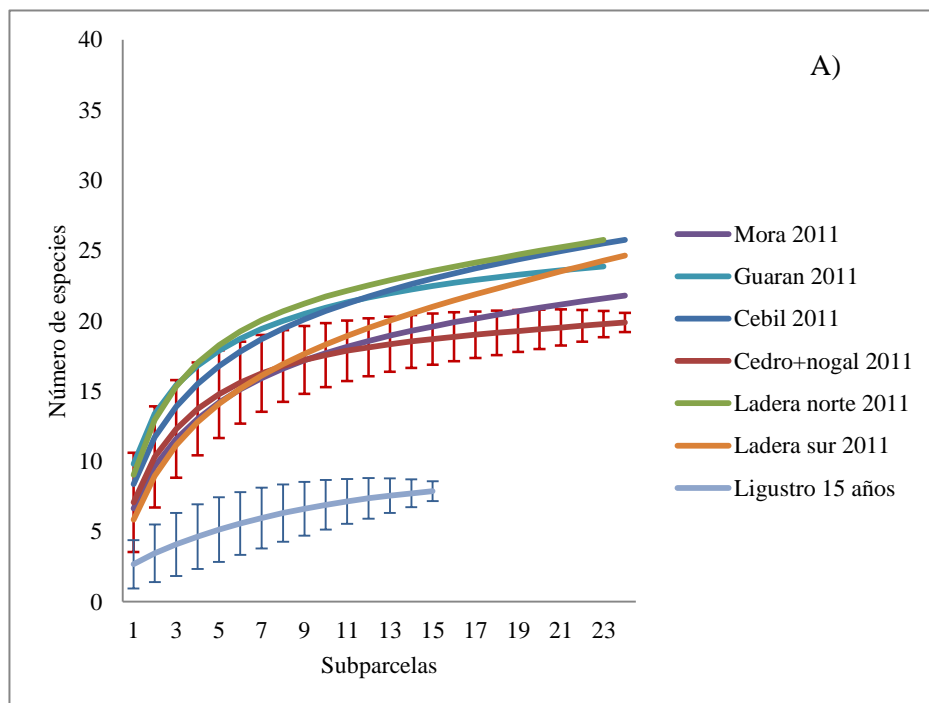
PARCELA	ESPECIE	DAP 2009 (cm)	Nº ANILLOS	Nº ANILLOS DUDOSO	AÑO MUESTREO	1º ANILLO	DISTANCIA	ALTURA	EST-GROSOR	PROM. GROSOR	AÑO ESTIMAD.O	AÑOS FALTANTE	r	EDAD ESTIMADA
MORA 12	<i>C. angustifolia</i>	41.5	42	1	2008	1966	4.3	1	7	2.333	1965	1	2.81	43
	<i>O. porphyria</i>	49.5	56	13	2008	1952	0	0	0	0.000	-	-	-	43
GUARÁN 25	<i>C. angustifolia</i>	25.6	27	-	2008	1981	14.7	3	9	3.000	1977	4	10.50	31
	<i>C. angustifolia</i>	37	29	1	2008	1979	25	4	11.2	3.733	1973	6	21.53	35
CEBIL 50	<i>C. angustifolia</i>	54.5	51	4	2008	1957	11.1	2.3	17.6	5.867	1956	1	7.85	52
CEDNOG 50	<i>C. angustifolia</i>	64	60	6	2008	1948	17	1.7	17	5.667	1944	4	22.10	64
LIGUS 25	<i>O. porphyria</i>	39	26	2	2008	1982	7.5	1	22.5	7.500	1981	1	7.53	27
	<i>C. angustifolia</i>	31.5	23	-	2008	1985	15	1.4	35.4	11.8	1983	2	20.79	25
	<i>J. australis</i>	27.2	26	-	2008	1982	0	0	0	0	1982	-	-	26
	<i>O. porphyria</i>	41.8	24	-	2008	1984	14.2	1.4	27	9.000	1982	2	18.70	26
LIGUS 40	<i>O. porphyria</i>	34.8	40	6	2008	1968	9.1	3.1	4.6	1.533	1965	3	4.89	43
	<i>O. porphyria</i>	62.6	40	7	2008	1968	0	0	0	0	-	-	-	40
	<i>O. porphyria</i>	25.3	43	4	2008	1965	2.4	1.2	4.9	1.633	1964	1	1.20	44
	<i>Juglans australis</i>	29.8	29	4	2008	1979	9.7	1.5	9	3	1976	3	8.59	32
LIGUS 60	<i>O. porphyria</i>	51.6	52	12	2008	1956	15.4	2.3	14.3	4.767	1953	3	14.04	55
	<i>O. porphyria</i>	47.3	47	10	2008	1961	9.8	5.8	6.4	2.133	1959	2	4.97	49
	<i>O. porphyria</i>	46.3	55	5	2008	1953	14.4	3	15.8	5.267	1951	2	10.14	57
	<i>C. angustifolia</i>	55.9	62	-	2008	1946	13.7	3.8	7.6	2.533	1943	3	8.07	65

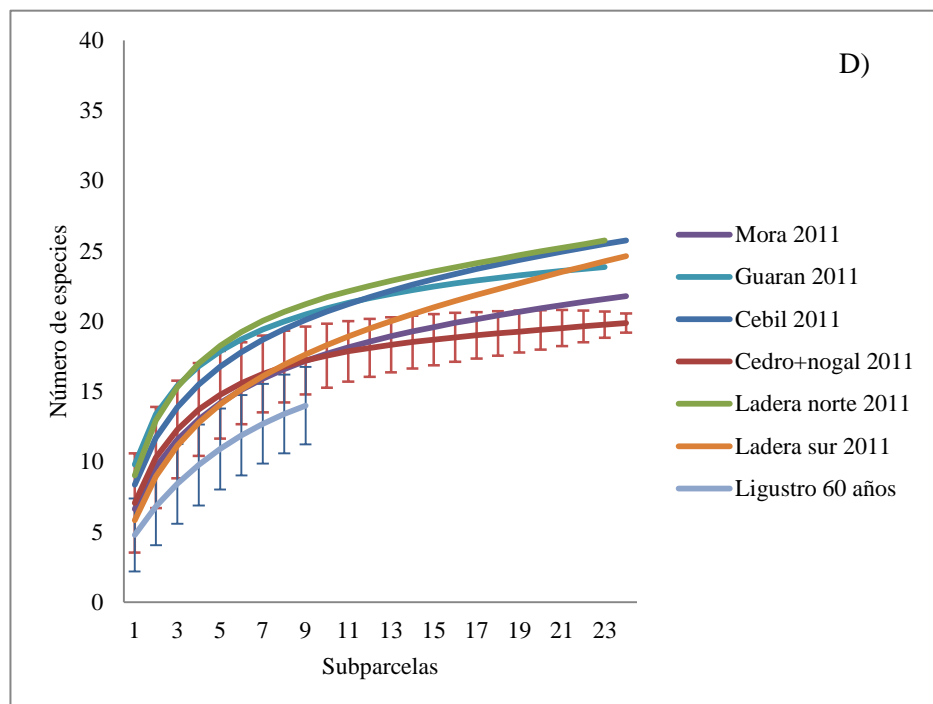
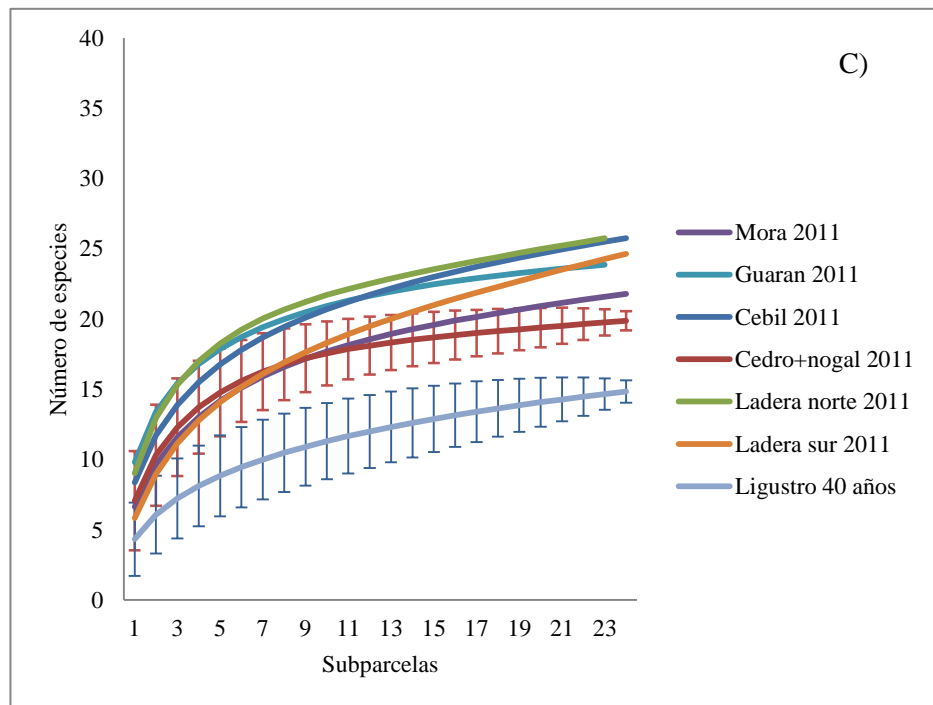
Anexo 2. Curvas de acumulación de la riqueza observada (Sobs Mao Tau) y esperada (Chao 1) en parcelas permanentes de bosque secundario y cronosecuencia de ligustro





Anexo 3. Curvas de rarefacción comparativas entre parcelas de la cronosecuencia de ligustro y la parcela permanente Cedro+Nogal. (A) Ligustro 15, (B) Ligustro 25, (C) Ligustro 40, (D) Ligustro 60





parcelas permanentes de bosque secundario con menor tiempo de recuperación, Guarán y Mora, también estarían tendiendo.

De manera complementaria, se generó la matriz de disimilitud basada en la medida de distancia Sørensen (Bray-Curtis) para cada año. En la Tabla 33 se presentan los valores de disimilitud obtenidos en todas las parcelas en relación a los bosques maduros y las parcelas de la cronosecuencia de ligustro, y sus respectivas diferencias entre años comparados:

Tabla 33. Diferencias de las disimilitudes entre parcelas, a partir de valores de IVI

	Lad N91	Lad N11	LadS91	Lad S11	Ligus 15	Ligus 25	Ligus 40	Ligus 60
Guarán91	<u>0.9319</u>	<u>0.9245</u>	<u>0.8847</u>	<u>0.8845</u>	<u>0.855</u>	<u>0.872</u>	<u>0.8617</u>	<u>0.8864</u>
Guarán11	0.7466	0.6780	0.6304	0.6182	0.6169	0.6146	0.4392	0.5833
Diferencia	-0.1853	-0.2465	-0.2543	-0.2663	-0.2381	-0.2574	-0.4225	-0.3031
Mora91	0.8007	0.7676	0.7223	0.7622	0.6137	0.6484	0.6881	0.6624
Mora11	0.6753	0.5825	0.5182	0.5393	0.5599	0.5571	0.4449	0.5163
Diferencia	-0.1254	-0.1851	-0.2041	-0.2229	-0.0538	-0.0913	-0.2432	-0.1461
Cebil91	0.5505	0.5393	0.5347	0.5577	0.4849	0.6973	0.6488	0.5802
Cebil11	0.4967	0.4599	0.4581	0.4887	0.5168	0.6892	0.6303	0.6195
Diferencia	-0.0538	-0.0794	-0.0766	-0.069	+0.0319	-0.0081	-0.0185	+0.0393
Cednog91	0.7547	0.732	0.704	0.7123	0.7477	0.7728	0.7238	0.7148
Cednog11	0.6506	0.6492	0.6204	0.6301	0.7441	0.6908	0.6703	0.6592
Diferencia	-0.1041	-0.0828	-0.0836	-0.0822	-0.0036	-0.082	-0.0535	-0.0556
Lad N91	0	0.2009	0.4367	0.4988	0.7818	0.8116	0.7803	0.7621
Lad N11	0.2009	0	0.3305	0.3825	0.7661	0.7479	0.7067	0.6958
Diferencia	-	-	-0.1062	-0.1163	-0.0157	-0.0637	-0.0736	-0.0663
Lad S91	0.4367	0.3305	0	0.1075	0.7504	0.6145	0.5813	0.5671
Lad S11	0.4988	0.3825	0.1075	0	0.7735	0.5968	0.5315	0.5545
diferencia	+0.0621	+0.052	-	-	+0.0231	-0.0177	-0.0498	-0.0126

Según se observa, la parcela con mayor disimilitud (>85%) respecto a las demás unidades de muestreo es Guarán 91, y el valor de distancia más alto es con Ladera Norte 91 (0.9319), seguida de Ladera Norte 11 (0.9245). Por otro lado, se encuentra que las disimilitudes a lo largo del periodo evaluado (20 años) tienden a la disminución (expresado por los valores negativos de las diferencias), lo que implica entonces mayor similitud entre las unidades de muestreo.

Esta situación es importante en relación a los bosques maduros (Ladera Norte y Sur), ya que es posible identificar las parcelas que se acercan más a estos bosques de referencia, considerando el parámetro IVI que refleja la estructura horizontal de las unidades de muestreo; así por ejemplo Guarán pese a que en 1991 es la unidad con la mayor disimilitud, en el 2011 incrementa su similitud en un 25% con Ladera Norte y en 27% con Ladera Sur. Aunque en menor proporción, lo mismo ocurre con la parcela Mora aumentando su similitud en un 19% y 22% respectivamente. Por su parte, las parcelas Cebil y Cedro+Nogal aunque también incrementan su similitud con estos bosques de referencia, lo hacen en una menor proporción (8% en promedio), siendo Cedro+Nogal la parcela con mayor disimilitud con Ladera Norte y Sur (65% y 63% respectivamente).

Por otra parte, también es necesario analizar lo que sucede respecto a las parcelas de la cronosecuencia de ligustros, y en este caso es también la parcela Guarán la que representa mayor cambio en la disimilitud al comparar los valores de 1991 y 2011, siendo en el primer año más disímil con cada una de las parcelas de ligustro (en un 87%) que en el último año (en un 56%); sin embargo, Guarán presenta mayor similitud con las parcelas de mayor tiempo de recuperación de los ligustros (Ligustro 40 y 60 años) y lo mismo ocurre con la parcela Mora. Respecto a las parcelas Cebil y Cedro+Nogal, la similitud con las de ligustro no supera el 8%.

Se evaluó también la similitud entre las mismas parcelas de bosque maduro, y se encontró que la similitud entre Ladera Norte y Sur se ha reducido entre 1991 y 2011 en un 5.2%; este hallazgo es también coherente con lo encontrado en la comparación de medias de los índices de diversidad alfa a nivel de subparcela, donde entre estas dos unidades se encontraron diferencias significativas al 95%. Por último, estimando la similitud entre las mismas parcelas al considerar los dos periodos de análisis, se encuentra que las de mayor similitud ($> 84\%$) son Ladera Sur 91 y 11, y Cebil 91 y 11, y las menos similares ($< 50\%$) son Guarán 91 y 11, y Mora 91 y 11.

Ahora bien, volviendo al análisis de PCA y a partir de lo descrito en términos de similitud, se entiende entonces que las parcelas Cebil y Cedro+Nogal están tendiendo hacia la composición del bosque maduro (cuadrante superior derecho) e incluso la primera de ellas se distancia en otra dirección. Por el contrario, y pese a que Guarán y Mora hayan incrementado su similitud respecto a las parcelas de Ladera Norte y Sur, están tendiendo con más fuerza hacia las parcelas de ligustros (principalmente Ligustro 40 y 60 años).

Según la longitud de los vectores y lo descrito en lo relativo a las disimilitudes, el mayor cambio en la composición florística se da en las parcelas de Guarán, seguida de las de Mora y Cedro+Nogal; las parcelas con menos cambios son las de Cebil y Ladera Sur, que son precisamente algunas de las que comprenden bosques maduros, y en consecuencia serían las más estables por las trayectorias sucesionales descritas.

Pese a que las parcelas de Ligustro solo tuvieron un año de registro, fue posible identificar relaciones entre las unidades de muestreo con mayor semejanza en el tiempo de sucesión transcurrido, como en el caso de las parcelas de 15 y 25 años y las de 40 y 60 años, indicando además que el mayor cambio en composición florística se da entre las parcelas más jóvenes, y que en las dos más maduras, dicho cambio es significativamente menor.

El porcentaje de variación representado por el eje 1 es de 40.6% y del eje 2 de 5.1%. En el caso del eje 1, se identifica la influencia de especies que se ubican en cierto gradiente de tolerancia a la sombra y estrategias de crecimiento de las especies más importantes de cada unidad de muestreo, encontrando en el sentido negativo (de izquierda a derecha) aquellas pioneras efímeras (como *Tecoma stans*), intermedias (como *Jacaranda mimosifolia* y *Heliocarpus popayanensis*), y pioneras longevas (como *Tipuana tipu*, *Juglans australis*, *Parapiptadenia excelsa*) que van haciendo tránsito hacia la composición del dosel mezclándose con otras especies que presentan mayor tolerancia a la sombra como las semitolerantes (como *C. angustifolia*, *Rapanea laetevirens*) o tolerantes del dosel (como *Blepharocalyx salicifolius*, *Terminalia*

triflora, *O. porphyria*, *Myrcianthes pungens*). De esta manera, en el sentido positivo de este eje, se concentra un alto número de especies con mayor capacidad de tolerancia a la sombra, y específicamente algunas se encuentran asociadas principalmente a la dinámica de la parcela Ladera Norte del bosque maduro.

Un caso particular sucede con el grupo correspondiente a los bosques dominados por *L. lucidum*, ya que si bien las especies involucradas son también tolerantes a la sombra y podrían estar más vinculadas a otros grupos, algunas de ellas están fuertemente influenciadas por los valores de IVI alcanzados en estas unidades de muestreo, por ejemplo *O. porphyria* que presenta cifras de entre 17% y 56%, muy superiores a los estimados para la especie en otra parcela, lo cual no permite por ahora identificar la tendencia en la composición florística de estas unidades, más aun cuando solo se cuenta con un único registro en ellas. Por lo anterior, la tendencia sucesional en estas parcelas dominadas por *L. lucidum* podría darse finalmente hacia el bosque maduro, luego del transcurso de algún tiempo considerable, o tal vez se conformen bosques con algunas características estructurales y de composición diferenciadas de los demás.

Finalmente, considerando las correlaciones de Kendall entre los valores de las parcelas sobre los ejes del análisis de componentes principales y la dominancia (área basal) de las especies exóticas de interés, se exploraron los coeficientes de correlación con cada eje de ordenamiento. Se encuentra que la mayor dominancia de *L. lucidum* se presenta en las parcelas Ligustro 15, Ligustro 25 y Ligustro 40 -y mucho menor en la Ligustro 60-, obteniendo coeficientes de correlación positivo y negativo (0,251 y -0,394 con eje 1 y 2, respectivamente). Respecto a *M. alba*, los valores más altos de dominancia se presentan tanto en las parcelas de Mora 91 y Mora 11, como en las parcelas Ligustro 25 y Ligustro 40, y se estiman coeficientes de correlación negativos (-0,043 y -0,266 con eje 1 y 2, respectivamente).

Tabla 34. Evaluación del nivel de significancia de las correlaciones entre los ejes de análisis de PCA y dominancia (área basal) de las especies exóticas

Variable	Eje 1	p-valor	Eje 2	p-valor
Área Basal <i>Ligustrum lucidum</i>	0.251	0.194	-0.394*	0.041
Área Basal <i>Morus alba</i>	-0.043	0.820	-0.266	0.159

*La correlación es significativa al nivel 0,05

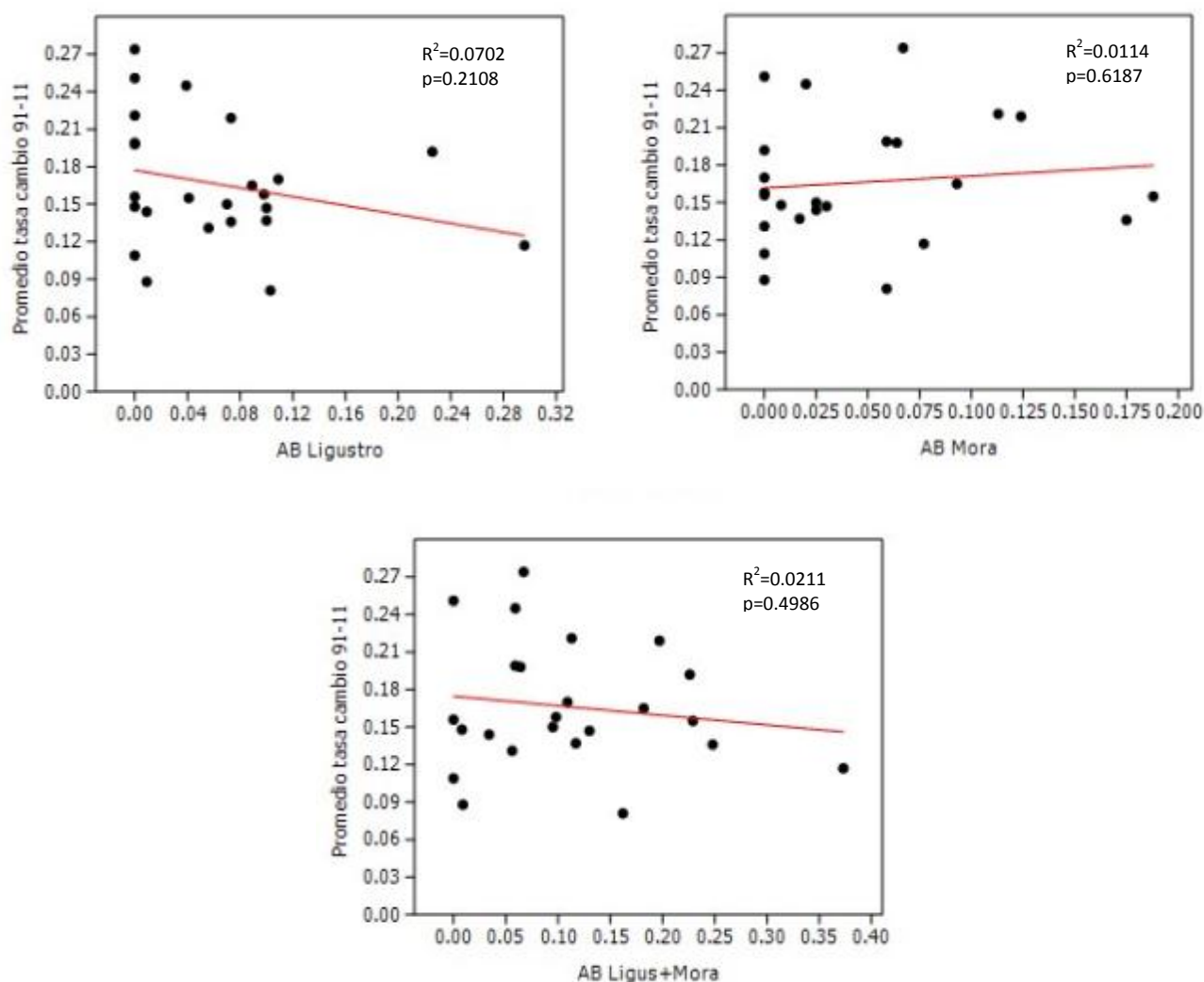
De esta manera, se encuentra que existe correlación significativa ($p < 0.05$) entre el segundo eje de ordenamiento y el área basal (dominancia) de *L. lucidum*, mientras que con el primer eje no correlacionan significativamente ninguna de las dos variables de área basal.

Se observa entonces que existe una moderada correlación entre la dominancia y los valores de los bosques sobre el segundo eje de ordenamiento, -generados a partir de IVI's de las especies-, y esta es negativa, así que puede considerarse que este índice, que refleja la importancia ecológica según variables estructurales como frecuencia, abundancia y dominancia relativa de las especies, podría ser un predictor de la dominancia que pueda llegar a tener *L. lucidum*, aunque no determinante, dado el coeficientes de correlación obtenido (-0,394).

A partir de estos resultados, es posible asociar entonces el eje 2 con una variable de tiempo de recuperación transcurrido desde el abandono de los sitios de muestreo, que varía desde la parte superior del eje donde se ubican las parcelas de mayor edad como Ladera Norte-Sur y Cebil, hacia la parte inferior donde se encuentran las de menor tiempo de recuperación, como Guarán y Mora.

Anexo 5. Análisis de correlación entre variable de tasas de cambio en similitud con el bosque maduro y áreas basales de *L. lucidum* y *M. alba* (parcelas permanentes)

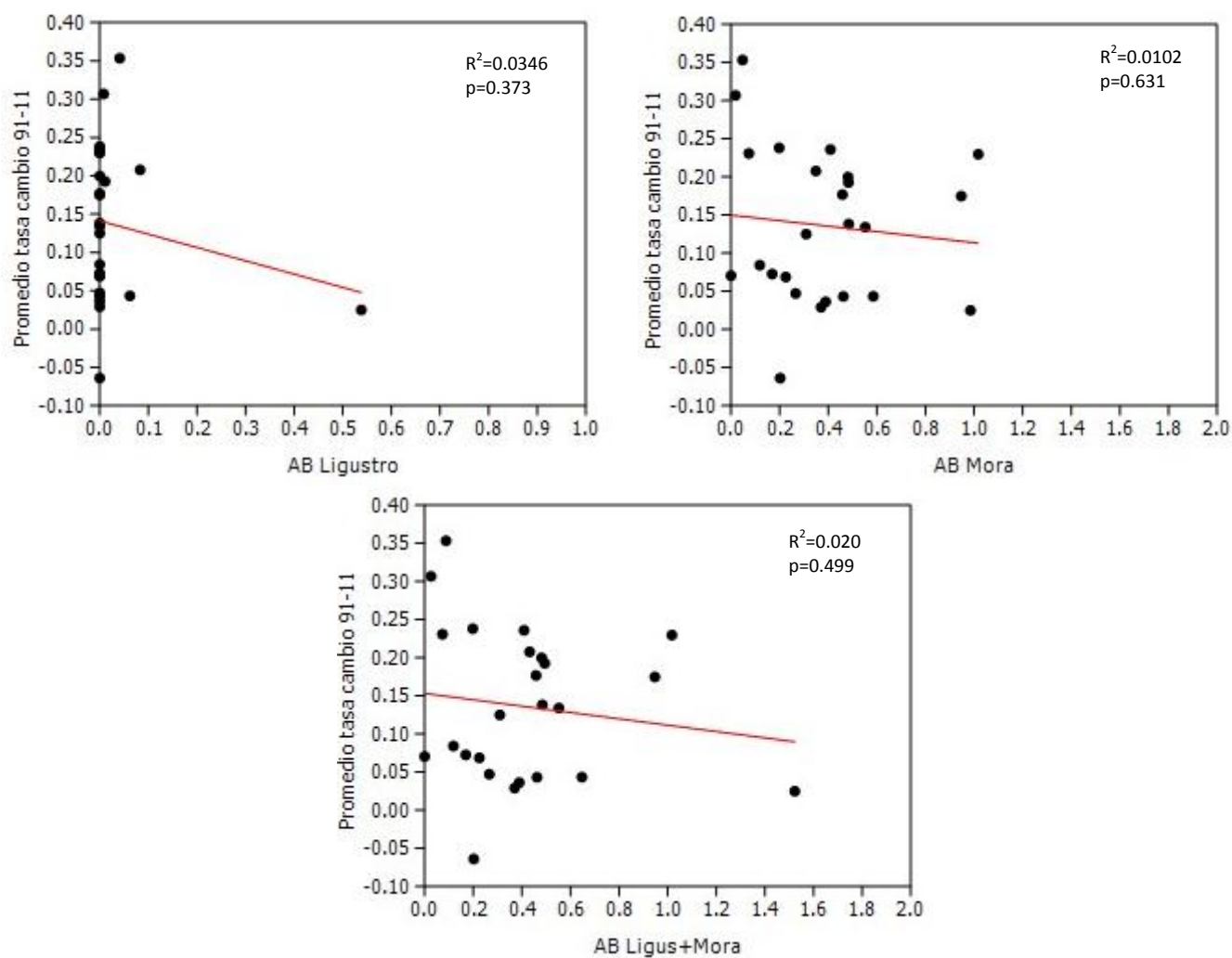
A. Parcela Guarán



Resultados análisis de regresión por cuantiles Parcela Guarán

Promedio tasa cambio 91-11	Área Basal /Cuantil	Coefficiente	P>[t]	Pseudo R^2
	AB Ligustro			
	q25	-0.068	0.661	0.006
	q50	-0.531	0.128	0.091
	q75	-0.330	0.597	0.054
	AB Mora			
	q25	0.000	1.000	-0.000
	q50	0.339	0.356	0.040
	q75	0.385	0.353	0.013
	AB Ligustro+Mora			
	q25	0.277	0.504	0.041
	q50	-0.269	0.627	0.030
	q75	-1.062	0.341	0.017

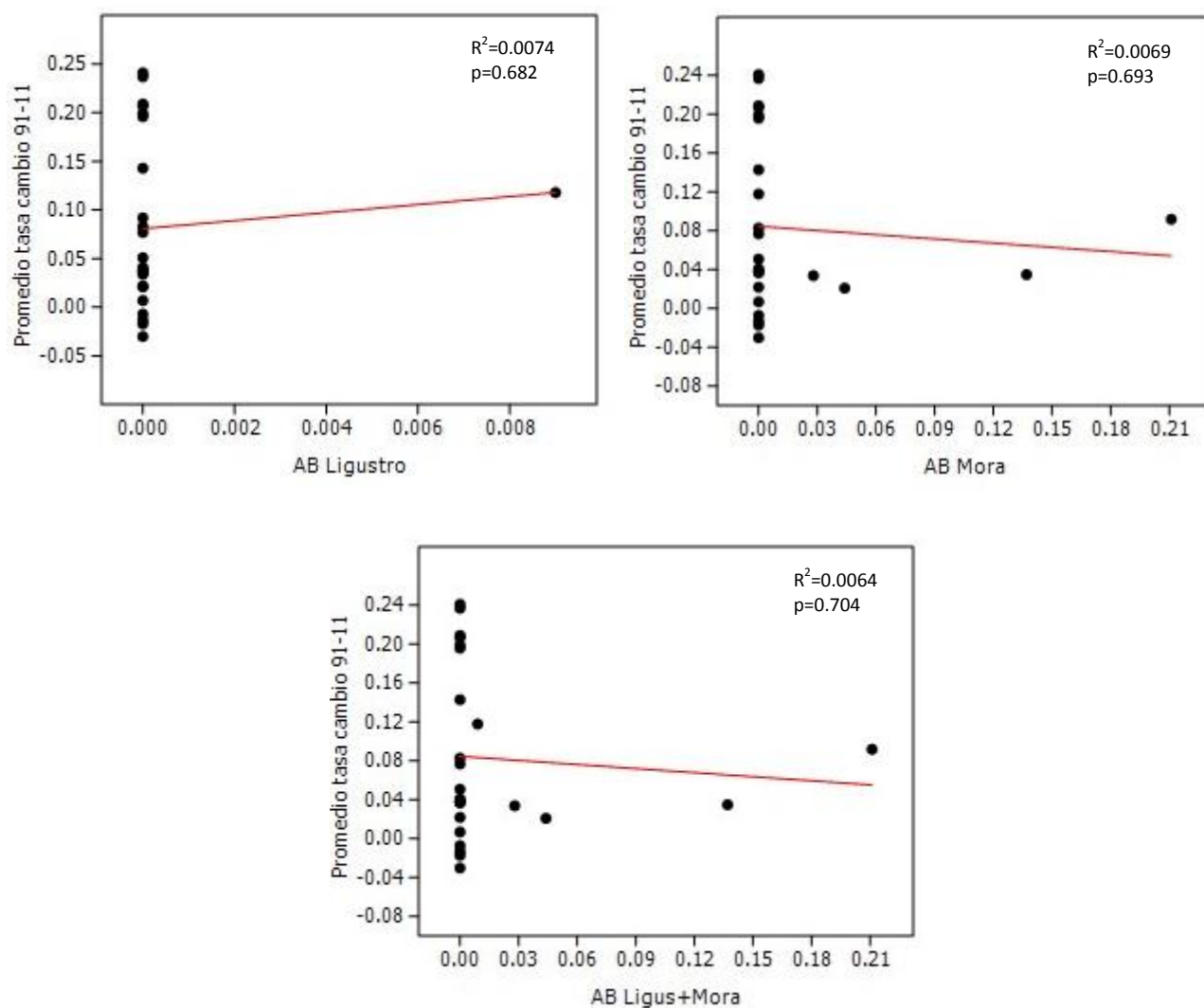
B. Parcela Mora



Resultados análisis de regresión por cuantiles Parcela Mora

Promedio tasa cambio 91-11	Área Basal /Cuantil	Coefficiente	P>[t]	Pseudo R ²
	AB Ligustro			
	q25	0,000	-	0,000
	q50	0,000	1,000	-0,000
	q75	0,022	0,636	0,010
	AB Mora			
	q25	-0,435	0,347	0,051
	q50	-0,118	0,896	0,003
	q75	-0,276	0,836	0,001
	AB Ligustro+Mora			
	q25	-0,289	0,466	0,037
	q50	0,189	0,794	0,005
	q75	-1,061	0,565	0,001

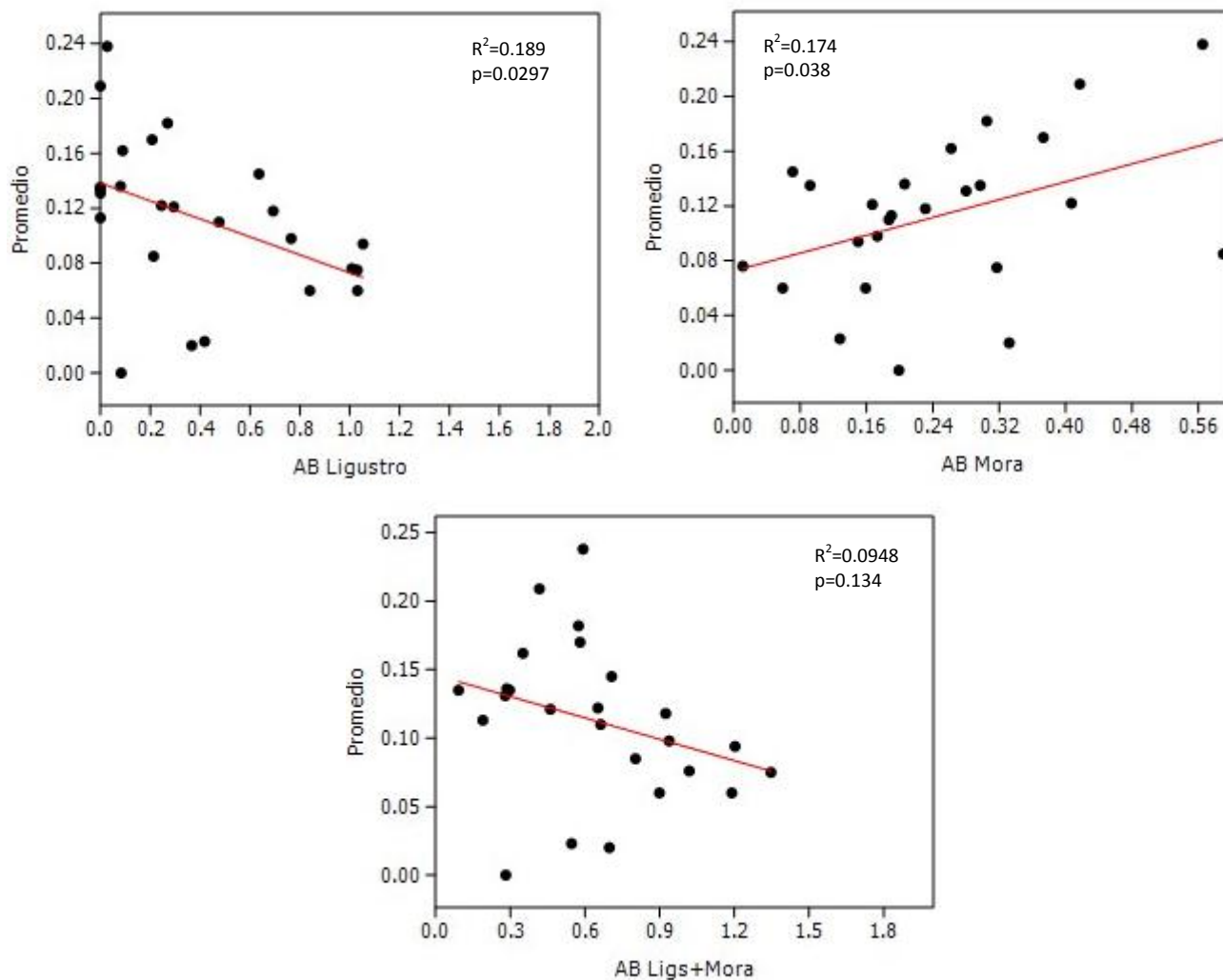
C. Parcela Cebil



En el análisis de regresión por cuantiles, durante el procedimiento de maximización de Stata no fue posible converger en una solución en ninguno de los tres casos, posiblemente por datos escasos en cuantiles 0.50 y 0.75 y numerosos ceros en el primer cuantil.

Anexo 6. Análisis de correlación entre variable de índices de similitud con el bosque maduro y áreas basales de *L. lucidum* y *M. alba* (parcelas cronosecuencia)

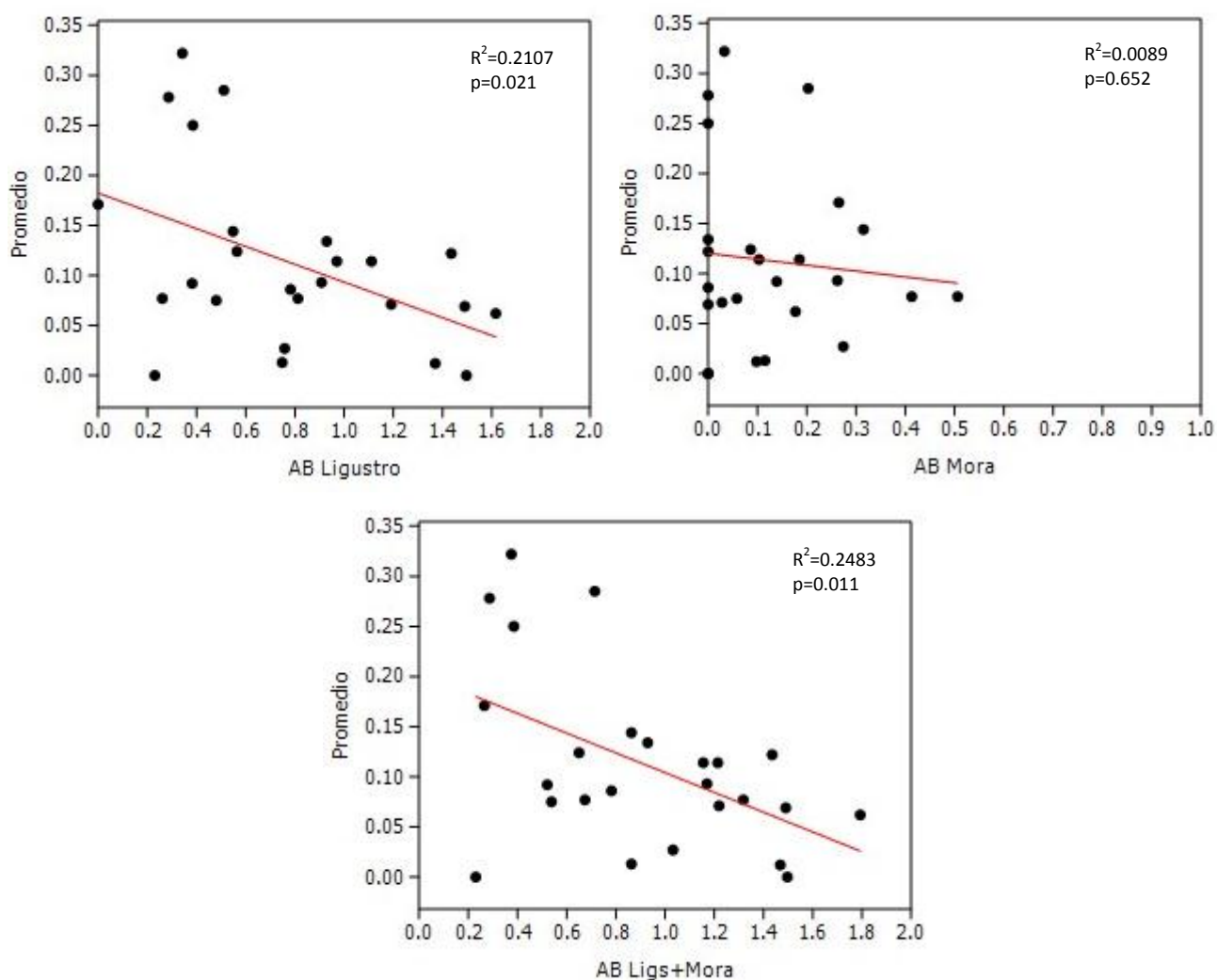
A. Parcela Ligustro 25



Resultados análisis de regresión por cuantiles parcela Ligustro 25

	Área Basal /Cuantil	Coefficiente	P>[t]	Pseudo R ²
	AB Ligustro			
Promedio índice similitud	q25	-1,091	0,245	0,053
	q50	-1,886	0,384	0,103
	q75	-5,542	0,001	0,254
	AB Mora			
	q25	1,635	0,057	0,109
	q50	1,201	0,193	0,143
	q75	1,041	0,209	0,109
	AB Ligustro+Mora			
	q25	0,426	0,845	0,008
	q50	-1,395	0,277	0,049
	q75	-4,200	0,001	0,144

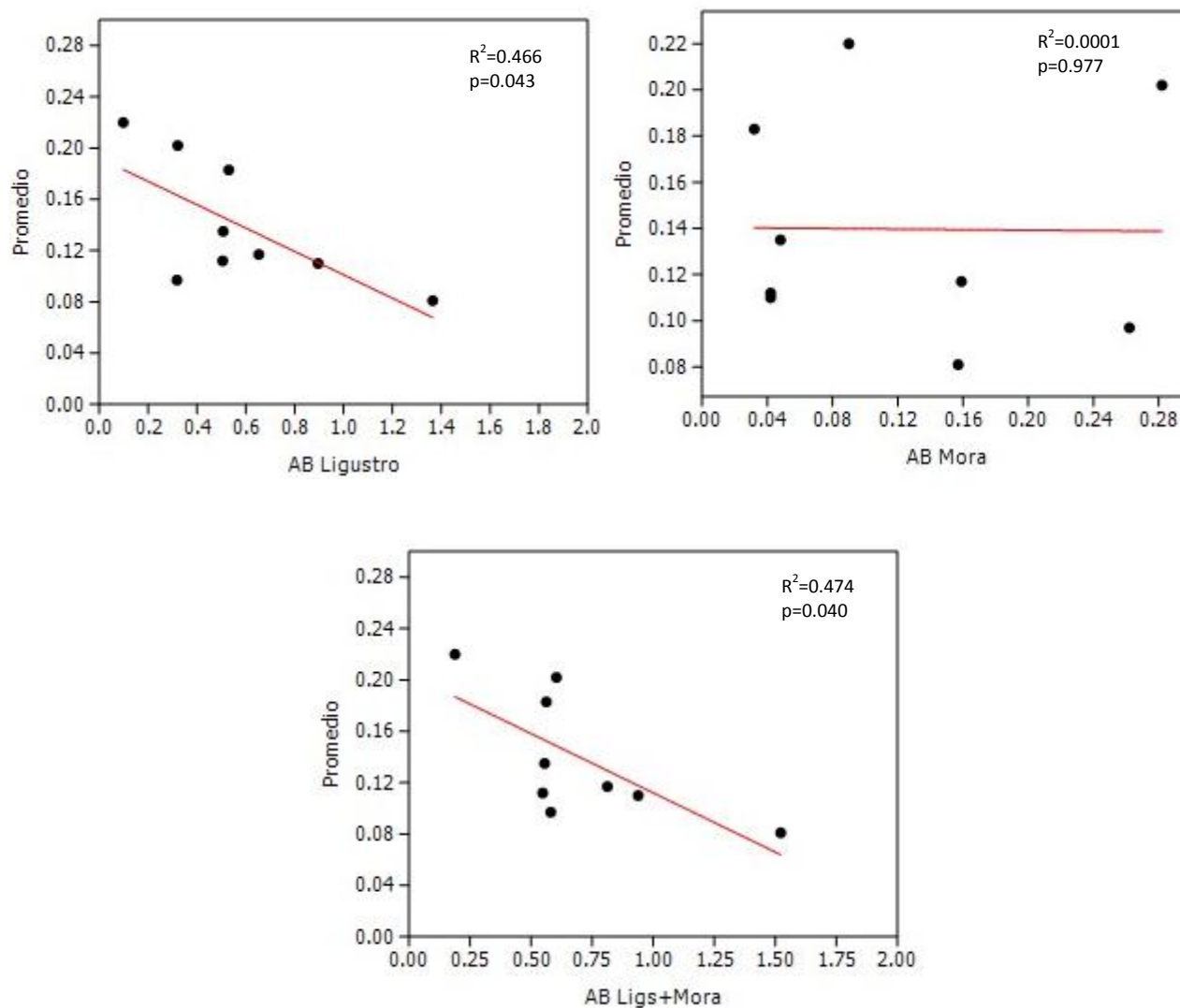
B. Parcela Ligustro 40



Resultados análisis de regresión por cuantiles parcela Ligustro 40

	Área Basal /Cuantil	Coefficiente	P>[t]	Pseudo R^2
Promedio índice similitud	AB Ligustro			
	q25	-1,662	0,339	0,066
	q50	-1,914	0,040	0,140
	q75	-3,383	0,000	0,261
	AB Mora			
	q25	0,000	1,000	-0,000
	q50	-0,266	0,681	0,019
	q75	-0,276	0,681	0,009
	AB Ligustro+Mora			
	q25	-2,020	0,078	0,148
	q50	-2,954	0,025	0,177
	q75	-2,767	0,004	0,251

C. Parcela Ligustro 60



Resultados análisis de regresión por cuantiles parcela Ligustro 60

		Área Basal /Cuantil	Coefficiente	P>[t]	Pseudo R^2
Promedio índice similitud	AB Ligustro				
	q25		-3,781	0,099	0,205
	q50		-3,873	0,178	0,213
	q75		-6,258	0,029	0,398
	AB Mora				
	q25		-0,142	0,919	0,005
	q50		-0,482	0,744	0,029
	q75		1,033	0,596	0,020
	AB Ligustro+Mora				
	q25		-3,336	0,435	0,194
	q50		-3,781	0,286	0,109
	q75		-5,202	0,168	0,295

